ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 80

8

АВГУСТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1995

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год
Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, М. Ф. Данилова, Т. В. Егорова, С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, В. Н. Тихомиров, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*), Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, M. F. Danilova, T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, V. N.Tikhomirov, B. A. Yurtsev, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алматы), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург), Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон), Р. В. Камелин (С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту), С. С. (Владивосток)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andrejev (Moscow), I. O. Baytulin (Almaty), L. Yu. Budantzev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London), R. V. Kamelin (St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), S. S. Kharkevich (Vladivostok), L. I. Malyshev (Novosibirsk), G. Sh. Nakhutzrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. Y. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **Ю. Л. Меницкий**

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *О.М. Бобылева* и *Н.И. Журавлева*
Компьютерная верстка *Г. М. Анискиной*

ЛР № 020297 от 27.11.91. Сдано в набор 16.05.95. Подписано к печати 17.10.95.
Формат 70 x 100 $^1/_{16}$. Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.1.
Уч.-изд. л. 13.3. Тираж 781 экз. Тип. зак. № 664. С 1240.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН, 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

© Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
Ботанический журнал, 1995 г.

УДК 581.4 : 582.951.4

© 1995

А. М. Айрапетян

АПЕРТУРНЫЕ ТИПЫ ПЫЛЬЦЫ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ИХ ЭВОЛЮЦИИ В СЕМЕЙСТВЕ *SOLANACEAE*

A. M. AIRAPETIAN. THE APERTURAL TYPES OF POLLEN AND POSSIBLE WAYS OF THEIR EVOLUTION IN THE FAMILY *SOLANACEAE*

Исследованы пыльцевые зерна 103 видов из 55 родов сем. *Solanaceae* с привлечением палиноморфологических данных из литературы по 11 другим родам пасленовых. Выявлено значительное многообразие типов апертур, проведена типификация пыльцы в семействе. Установлено 9 апертурных типов пыльцы, объединенных нами в 6 основных апертурных групп.

Наличие разнообразных апертурных типов, а также многочисленных переходных апертурных вариаций позволило рассмотреть возможные направления эволюции апертур в семействе. Выявлены три эволюционных уровня и два основных эволюционных направления (длинно- и короткобороздное). Установлено, что для пыльцевых зерен, относящихся к длиннобороздному направлению, в основном характерен сравнительно примитивный (гранулярный) тип скульптуры общей поверхности, в то время как для пыльцевых зерен, относящихся к короткобороздному направлению, — сетчатый, струйчатый, складчатый и ямчатый типы.

Палинологические данные, приводимые в литературе по столь крупному и широко распространенному семейству, каким является *Solanaceae*, далеко не малочисленны, однако все же недостаточны. Довольно обширна литература по пыльце самого крупного в семействе рода *Solanum* L. (Романов, 1966; Barnabas, 1972; Hossain, 1973; Bowers, 1975; Anderson, Gensel, 1976; Srivastava, 1979; Edmonds, 1984, и др.); имеются также более или менее подробные сведения об особенностях пыльцевых зерен отдельных видов, родов или групп родов данного семейства, взятых произвольно или в объеме таксонов определенного ранга — подтрибы, трибы (Эрдтман, 1956; Natarajan, 1957; Basak, 1967; Murry, Eshbaugh, 1971; Di Fulvio, 1976; Gentry, 1979; Сандина, Тарасевич, 1982; Zhang, Lu, 1984; Peng et al., 1985, и др.). Краткие (в основном) сведения о пыльце пасленовых — представителей отдельных региональных флор даны в работах R. Bonnefille (1971), A. Rao, P. Shukla (1975), Л. А. Алешиной (1978), W. Punt, M. Monna-Brands (1980), J. Polo, M. Diez (1987) и др.

Однако в этих довольно разрозненных литературных данных нет общей харктеристики морфологических особенностей пыльцы в семействе, в частности по типам апертур.

Данная работа — один из этапов более широкого палиноморфологического исследования семейства в целом. Изучены апертурные типы пыльцы большого числа родов и видов семейства пасленовых для составления более полной характеристики этого признака в пределах семейства. При детальном исследовании особенностей апертур выявлен ряд новых для семейства апертурных типов пыльцы, а также их переходных форм, или вариаций. Обобщение полученных данных, дополненных в ряде случаев имеющимися литературными сведениями, позволило также проследить возможные направления эволюции типов апертур у пыльцы пасленовых.

Материал и методика

Материалом для исследований послужила пыльца 103 видов из 55 родов сем. *Solanaceae*, взятая с гербарных образцов, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Института ботаники НАН Республики Армения (ERE).

Исследование пыльцы проводили при помощи светового микроскопа (СМ) МБИ-3 и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) JSM-35. Для изучения с помощью СМ пыльцу обрабатывали двумя методами: методом окрашивания основным фуксином (Смольянинова, Голубкова, 1950), упрощенным ацетолизным методом (Аветисян, 1950).

Для изучения на СЭМ брали сухую неацетолизированную пыльцу с гербарных образцов. После обработки спиртом пыльцевые зерна помещали на специальные столики для последующего проведения вакуумного напыления золотом.

Изученные образцы.

Solanoideae. *Acnistus breviflorus* Sendt.: Brasilia Australis, J. C. Lindeman, H. de Haas, 2498 (LE). *Athenaea picta* Sendt.: Rio Taurico, Glazion, 17166 (LE). *Atropa baetica* Willk.: Espaene, E. Reverchon, 34469 (ERE). *A. belladonna* L.: I. Pnadau, 42018 (ERE). *A. caucasica* Kreyer: Абхазия, оз. Рица, Э. Габриэлян, 54441 (ERE). *Bassovia macrophylla* Benth. et Hook. f.: Mexica, C. Pringle, 10258 (LE). *Brachistus rhomboideus* (H. B. K.) Miers: Colombia et Ecuador; coll. ignot. 4745 (LE). *Cacabus mexicanus* S. Wats.: Mexica, C. Pringle, 1742 (LE). *Capsicum annuum* L.: Kew, Rottler, s. n. (LE). *Chamaesaracha coronopus* A. Gray: Colorado, U. S. A., W. Weber, P. Salamun, 12717 (LE). *Cyphomandra hartwegii* Sendt. ex Walp.: Panama, Province of Colon, R. Liesner, 64565 (ERE). *Datura stramonium* L.: Missouri, Lincoln County, W. D'Arcy, 63700 (ERE). *Dunalia breviflora* Sendt.: Brasil, Santa Catarina, coll. ignot. 7309 (LE). *Grabowskia lindlei* Sendt.: Argentina, T. Pedersen, 890 (LE). *Hebecladus biflorus* Miers: Andium Peruv., J. Ball, s. n. (LE). *Hyoscyamus albus* L.: Israel, M. Zohary, I. Amdursky, 31552 (ERE). *H. aureus* L.: Palaestina, I. Amdursky, 15457 (ERE); Palaestina, N. Feinbrun, 47762 (ERE). *H. camerarii* Fisch. et Mey.: Карабах, Е. Матвеева, 616 (LE). *H. niger* L.: Армения, Талинский р-н, с. Арег, Э. Габриэлян, 134435 (ERE). *H. pusillus* L.: Армения, долина р. Занги, ниже Еревана, С. Тамамшян, 23535 (ERE). *H. reticulatus* L.: Азербайджан, Нахичевань, А. Гроссгейм, И. Ильинская, М. Кирпичников, s. n. (ERE); Israel, D'Angelis, 26216 (ERE). *Iochroma purpurea* Benth.: Аджария, Батумский бот. сад, А. Тахтаджян, 31564 (ERE). *Jaborosa runcianata* Lam.: Urugvay, Sayago, 277 (80461) (LE). *Juanulloa ochracea* Cuatrec.: Colombia, T. Plowman, 2176 (LE). *Lycium anatolicum* A. Baytop et R. Mill.: Prov. Nachitshevan, V. Avetisian, 23519 (ERE). *L. barbarum* L.: Тифлис, окр. Бот. сада, Б. Шишкин, 15471 (ERE). *L. depressum* Stokes: Армения, Мегринский р-н, В. Аветисян и др., 110509 (ERE). *L. europaeum* L.: Palaestina, A. Grizi, 43026 (ERE). *L. flexicaule* Pojark.: Казахстан, юго-западные отроги Алатау, В. Голоскоков, 42019 (ERE). *L. halimifolium* Mill.: Polonia, Trzcinska, 47279 (ERE). *L. pallidium* Miers: Utah, U. S. A., B. Albee, 58090 (ERE). *L. ruthenicum* Murr.: Nachitshevan, Dzulfa, A. Grossheim, 23521 (ERE). *L. tenue* Willd.: о-в Маврикий, Э. Габриэлян, С. Жилин, 63025 (ERE). *Lycopersicon esculentum* Mill.: Massachusetts, University of Massachusetts campus, H. Ahles, 56868 (ERE). *Mandragora autumnalis* Bertol.: Palerma, H. Ross, 266 (LE). *M. microcarpa* Bertol.: Flora Graeca exsiccata, 1851, T. Orphanides, 75 (LE). (Микрофотографии пыльцы любезно предоставлены В. Н. Косенко). *M. officinalis* Mill.: 1837, Herb. Fischer (LE). (Микрофотографии пыльцы предоставлены В. Н. Косенко). *M. vernalis* Bertol.: Herb. Ledebour, Zeyer, s. n. (LE); Herb. A. Costae, 2266 (LE). (Микрофотографии пыльцы предоставлены В. Н. Косенко). *Margaranthus solanaceus* Schlecht.: Mexica, C. Pringle, 342 (LE). *Nicandra physaloides* (L.) Gaertn.: India or., R. Hohenacker, 1073 (LE); Edinburgh, W. Threlfall, s. n. (LE). *Nothocestrum latifolium* A. Gray: the Hawaiian Islands, A. Heller, 2886 (LE). *Oryctes nevadensis* S. Wats.: Herb. A. Gray, s. n. (LE). *Physalis alkekengi* L.: Ст. Перевал Корнештского р-на, В. Андреев, 45 (ERE); Куб. обл., Майкоп, N. Shestounow, 15489 (ERE). *P. angulata* L.: Батум, Ю. Воронов, 4 (LE). *P. glabripes* Pojark.: Приморский край, Уссурийский заповедник, Куренцова, 54371 (ERE). *P. hederaefolia* A. Gray: Nevada, A. Teihm, 74076 (ERE). *P. ixocarpa* Brot. ex Hornem.: Краснодарский край, В. Куваев, 43-1 (LE). *P. lagascae* Roem. et Shult.: Honduras, coll. ignot. 65931 (ERE). *P. longifolia* Nutt.: Utah, Logan, S. Flowers, 56816 (ERE). *P. maxima* L.: Индия, порт Мадрас, прибрежные пески, Э. Габриэлян, С. Жилин, 63024 (ERE). *Physochlaina dubia* Pasch.: Carthalinia, Brotherus, 652 (LE). *P. orientalis* (Bieb.) G. Don: окр. Боржоми, W. Kozlowsky, 15479 (ERE). *Poecilochroma funkianum* Dun.: Venezuela, Funke, Schlim, 1061 (LE). *Salpichroa organifolia* (Lam.) Thell.: Maroc, C. Veilex, 38186 (ERE). *S. rhomboidea* Miers: Italia, Adr. Fiori, A. Beguinot, R. Pampanini, 634 (LE); Сухуми, Бот. сад, А. Колаковский, s. n. (LE). *Saracha antillana* Krug et Urb.: Colombia, H. Smith, 1145 (LE). *S. jaltomata* Schlecht.: Colombia, H. Smith, 1166 (LE). *Scopolia carniolica* Jacq.: Poloniae, L. Frey, 46979 (ERE). *Solandra grandiflorus* Sw.: India or., Wallich, 3846 (LE). *S. viridiflora* Sims: Liverpool, Fischer, s. n. (LE). *Solanum alatum* Moench: Армения, Зангезур, A. Grossheim, 23552 (ERE). *S. americanum* Mill.: Louisiana, R. Martin, 52841 (ERE). *S. asperum* Rich.: Panama, Canal Zone, M. Nee, 64566 (ERE). *S. capsicastrum* Link: Аджария, окр. Батуми, М. Давитадзе, s. n. (LE). *S. carolinense* L.: Tennessee, U. S. A., Spongler et al., 64568 (ERE). *S. coccineum* Jacq.: Southern Africa, W. Cape Province, Dahlstrand, 64436 (ERE). *S. decipiens* Opiz: Абхазия, оз. Рица, А. Пояркова, s. n. (LE). *S. depilatum* Bitt.:

Тувинская АССР, Тимохина, Егорова, 86639 (ERE). *S. dulcamara* L.: Illinois, Glasow, 64569 (ERE). *S. incanum* L.: Iordan Valley, A. Eig et al., 15492 (ERE). *S. intermedium* Sendt.: Panama, Prov. Colon, M. Nee, 64570 (ERE). *S. nigrum* L.: Армения, Кафанский р-н, D. Sosnowsky, 78758 (ERE). *S. phycanthum* Dun.: U. S. A., M. Nee, 39981 (ERE). *S. sanctum* L.: Мадагаскар, Э. Габриэлян, С. Жилин, 63022 (ERE). *S. villosum* Willd.: Wien, M. Matthias, 34472 (ERE). *S. woronowii* Pojark.: Армения, Кафанский р-н, берег р. Цав, Н. Ханджян, 113948 (ERE). *Trechonaetes famafinensis* Hieron.: Argentina, Hieronymus, s. n. (LE). *Triguera osbeckii* (L.) Willk.: Cros, 60235 (ERE). *Withania frutescens* Pauq.: Аджария, Батумский бот. сад, А. Тахтаджян, 31566 (ERE). *W. somnifera* (L.) Dun.: Palaestina, Upper Galilee, E. Smoly, 49764 (ERE).

Cestroideae. *Anthocercis* albicans A. Gunn.: Australia, E. Constable, 100907 (LE). *Bouchetia anomalia* (Miers) Britt. et Rusby: Flora Texana, Lindheimer, 1034 (LE). *B. erecta* Dun.: Mexica, C. Pringle, 6912 (LE). *Browallia demissia* L.: Ереванский бот. сад, А. Иванова, 46321 (ERE). *Brunfelsia pauciflora* Benth. in DC.: sine loco, 665 (LE). *Cestrum latifolium* Lam.: Panama, Canal Zone, M. Nee, 64564 (ERE). *Duboisia hopwoodii* F. Muell.: Australia, R. Schodde, 454 (LE). *Fabiana viscosa* Hook.: Chile, M. Gay, s. n. (LE). *Latua pubiflora* (Griseb.) Baill.: Chile, T. Plowman, 2609 (LE). *Markea coccinea* L. C. Rich.: Brasil, R. Shultes, I. Cabrera, 19846 (LE). *Metternichia princeps* Miers: Brasil, Martius, 2841 (LE). *Nicotiana attenuata* Torr. ex S. Wats.: California, U. S. A., A. Takhtajan, 30073 (ERE). *N. glauca* Grah.: Jerusalem, waste places, J. Amdursky, 26220 (LE). *N. tabacum* L.: Армения, Гарни—Байбурт, В. Аветисян, Э. Габриэлян, 25386 (ERE). *Nierembergia aristata* D. Don: Urugway, P. Lorentz, s. n. (LE). *Pantacanta ameghinoi* Speg.: Argentina, A. Leal, 31134 (LE). *Petunia hybrida* Hort. ex Vilm.: Арм. бот. сад, Иванова, 46311 (ERE). *Salpiglossis schwenkioides* (Benth.) Wettst.: Peru, P. Hutchinson, 1032 (LE). *Schizanthus gracilis* Clos: Chile, M. Gay, 177 (LE). *Schwenckia americana* L.: America, C. Caumer, 733 (LE). *Sessea elegans* Wydl.: Wessm., Luguillo, 1033 (LE). *S. vestita* (Hook.) Miers: Bolivia, Cochabamba, 1164 (LE). *Streptosolen jamesonii* (Benth.) Miers: Ceylon, W. Marcovicz, s. n. (LE). *Vestia foetida* (Ruiz et Pav.) Hoffmgg.: Britannici, J. Lewis, 509 (LE).

Роды, палинологические данные по которым взяты из литературных источников: *Anthotroche* Endl. (Gentry, 1979), *Atropanthe* Pasch. (Сандина, Тарасевич, 1982), *Discopodium* Hochst. (Basak, 1967), *Hunzikeria* D'Arcy (Gentry, 1979), *Lycianthes* Hassl. (Basak, 1967), *Melananthus* Walp. (Gentry, 1979), *Merinthopodium* Donn. Sm. (Эрдтман, 1956), *Phrodus* Miers (Heusser, 1971), *Protoschwenkia* Solereder (Gentry, 1979), *Withlea* D. Don ex Sweet (Сандина, Тарасевич, 1982), *Witheringia* L'Her. (Murry, Eshbaugh, 1971).

Результаты и обсуждение

Одна из характерных особенностей пыльцевых зерен представителей сем. *Solanaceae* — большое разнообразие типов апертур. При наличии в основном единой меридионально-3(4)-апертурной модели у некоторых пасленовых встречаются меридионально-4—8-апертурные (роды *Browallia, Streptosolen*), безапертурные или скрытоапертурные (*Mandragora*), а также 5—12-гетероапертурные (как вариации меридионально-3—4-апертурного типа) пыльцевые зерна.

По степени сложности апертуры у пыльцы всех изученных представителей (кроме пыльцы рода *Mandragora*) распределены по 2 основным группам: простые, т. е. 1-компонентные (бороздные или поровые), и сложные, состоящие из 2 составных частей — борозды (как обязательного атрибута), поры или оры — либо из всех 3 элементов одновременно.

А. Простые апертурные типы

Бороздные типы. Бороздные апертуры у представителей пасленовых как самостоятельный тип встречаются довольно редко. Меридионально-3(4)-длиннобороздные (иногда бороздовидные) пыльцевые зерна отмечены лишь у представителей родов *Physochlaina* и *Scopolia* из подсем. *Solanoideae.* Эти борозды часто слабо выражены, с неровными краями, скульптура мембран борозд почти не отличается от скульптуры общей поверхности.

Несколько иными являются меридионально-3(или 4—8)-короткобороздные апертуры, характерные в основном для пыльцы подсем. *Cestroideae*, при этом 3-бороздные пыльцевые зерна встречаются у рода *Sessea* из трибы *Cestreae*, а 4—8-бороздные — у родов *Browallia* и *Streptosolen* из трибы *Salpiglossideae.* Эти борозды в отличие от таковых в отмеченных выше длиннобороздных апертурах довольно четко выражены, с ровными, хорошо очерченными краями, скульптура мембран борозд отличается от скульптуры общей поверхности. Среди коротко-бороздных выделяются пыльцевые зерна рода *Metternichia*, которые по длине борозд занимают промежуточное положение между пыльцой длиннобороздного и пыльцой коротокобороздного типов.

Поровый тип. Поровые апертуры, как и бороздные, довольно редко встречаются у пыльцевых зерен пасленовых. Экваториально-3—5-поровый апертурный тип отмечен Г. Эрдтманом (1956) для пыльцы рода *Jaborosa* и нами — для пыльцы рода *Trechonaetes* Miers из подсем. *Solanoideae*. Аналогичный тип апертур приводит J. Gentry (1979) для пыльцы одного из видов *Brunfelsia* из подсем. *Cestroideae*. Поры обычно слегка удлиненной формы, окружены толстым ободком эктэкзины, имеющей в некоторых случаях ширину до 2.5 мкм.

Б. Сложные апертурные типы

Нами выявлено, что у большей части изученных видов и родов пасленовых доминирует пыльца сложноапертурных типов. Установлено наличие меридионально-3(2, 4)-бороздно-оровых, меридионально-3(4—много)-бороздно-поровых, а также меридионально-3(4)-бороздно-порово-оровых апертур. Они характерны как для длинно-, так и для коротокобороздных сложноапертурных типов, однако наиболее специализированный бороздно-порово-оровый у коротокобороздных типов нами отмечен не был. Это, по всей вероятности, объясняется принадлежностью коротко- и длинноибороздных типов пыльцы к различным направлениям эволюции апертур в семействе, приведшей в первом случае к образованию иного (порового) типа апертур (см. далее).

Борозды у пыльцы сложноапертурных типов обычно с ровными, редко волнистыми краями, от узких (у пыльцы некоторых представителей родов *Solandra* и *Markea* — даже щелевидных) до широких; концы борозд закругленные или заостренные; скульптура мембран борозд обычно отличается от скульптуры общей поверхности. У пыльцевых зерен представителей родов *Brachistus* и *Brunfelsia* отмечено наличие бороздных оперкулумов.

Поры у пыльцы сложноапертурных типов бывают от слабо заметных, с неровными краями, до четко выраженных, сфероидальной, реже округло-угловатой формы, а у некоторых родов (*Solanum*, *Hebecladus*, *Nicandra* и др.) они оперкулятные.

Среди пыльцы сложноапертурных типов, доминирующих в сем. *Solanaceae*,

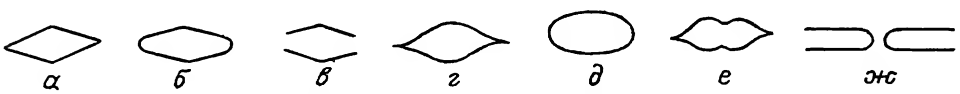


Рис. 1. Форма ор пыльцевых зерен в сем. *Solanaceae*.

а—в — ромбоидальная (концы: *а* — заостренные, *б* — закругленные, *в* — диффузные); *г*, *д* — линзовидная (концы: *г* — заостренные, *д* — закругленные); *е* — каплевидная; *ж* — края ор параллельные, концы закругленные.

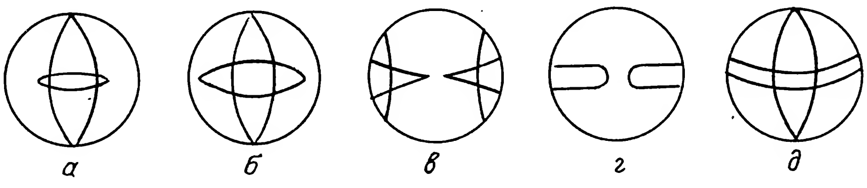


Рис. 2. Длина ор пыльцевых зерен в сем. *Solanaceae*.

Оры: *а* — очень короткие, едва выходят за пределы борозд; *б* — средней длины или длинные; *в*, *г* — очень длинные, почти соприкасаются концами (вид сбоку); *д* — образуют сплошное кольцо по экватору.

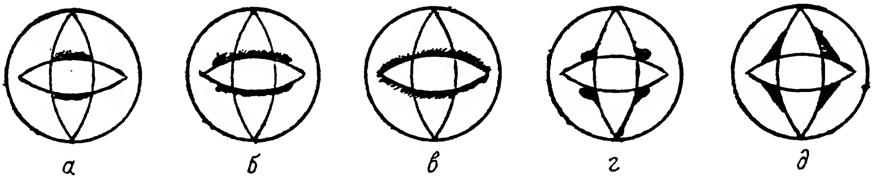


Рис. 3. Характер околооровых утолщений эндэкзины пыльцевых зерен в сем. *Solanaceae*.
Утолщения: *а* — в пределах борозд; *б* — по 2/3 длины оры; *в* — по всей длине оры; *г* — каплевидное; *д* — угловатое.

в свою очередь преобладает пыльца оровых типов, встречающаяся у представителей всех триб подсем. *Solanoideae* и триб *Cestreae* и *Schwenkieae* подсем. *Cestroideae*. Столь широкая распространенность пыльцы оровых апертурных типов приводит к разнообразию ор по форме, размерам и ряду других признаков (рис. 1, 2). Для пыльцевых зерен многих видов характерна окаймленность оровых участков, образовавшаяся в результате утолщения эндэкзины по краям ор. На рис. 3 приведены типы эндэкзиновых утолщений ор у пыльцы изученных видов.

Гетероапертурные пыльцевые зерна. У ряда видов из родов *Nicotiana*, *Lycium*, *Withania* и др., имеющих 3(2, 4)-длиннобороздно-оровый тип апертур, отмечается определенное количество гетероапертурных пыльцевых зерен, у которых помимо указанных меридионально расположенных сложных апертур выявлены также и полярные 1—8-бороздовидные (щелевидные) апертуры. Подобные гетероапертурные пыльцевые зерна у некоторых других представителей пасленовых отмечались И. Д. Романовым (1966), L. Murry, W. Eshbaugh (1971), J. Polo, M. Diez (1987), А. М. Айрапетян (1991). В качестве отдельного апертурного типа эти зерна, по нашему мнению, рассматривать не следует вследствие большой вариабельности числа, формы и размеров полярных бороздок даже в пределах одного исследуемого вида.

В. Безапертурный или скрытоапертурный тип

Указанный довольно своеобразный тип апертур, не характерный ни для одного из изученных родов пасленовых, встречается лишь у видов рода *Mandragora*. Пыльца данного рода имеет примерно 10 пентагональных, гексагональных или округлых участков с толстым эндэкзиновым слоем, окруженных узкими удлиненными участками, где эндэкзина тонкая или вообще отсутствует. В то же время толщина эктэкзины по всей поверхности пыльцевого зерна остается неизменной. Наличие тонких эндэкзиновых участков и отсутствие более или менее четко выраженных апертур у пыльцы представителей данного рода наводят некоторых авторов на мысль о возможности выполнения функций апертур именно этими утонченными участками. Например, Эрдтман (1956) считает пыльцевые зерна рода *Mandragora* скорее скрытоапертурными, чем безапертурными, а M. Diez и I. Ferguson (1984) считают их эндоапертурными.

В целом в сем. *Solanaceae* нами выделено 9 апертурных типов пыльцы (представленных часто также и рядом вариаций), объединенных в 6 основных апертурных групп. Характеристика апертурных типов включает в себя основной апертурный тип (т. е. принадлежность к одной из основных апертурных групп), длину борозд (как у простого бороздного, так и у сложноапертурных типов), а в некоторых случаях также и число апертур. К каждому апертурному типу отнесено от одного до нескольких родов, сходных по данному признаку (рис. 4).

Группа *I*. Бороздные: *1* — длиннобороздный (тип Physochlaina), *2* — короткобороздный (типы Sessea и Browallia).

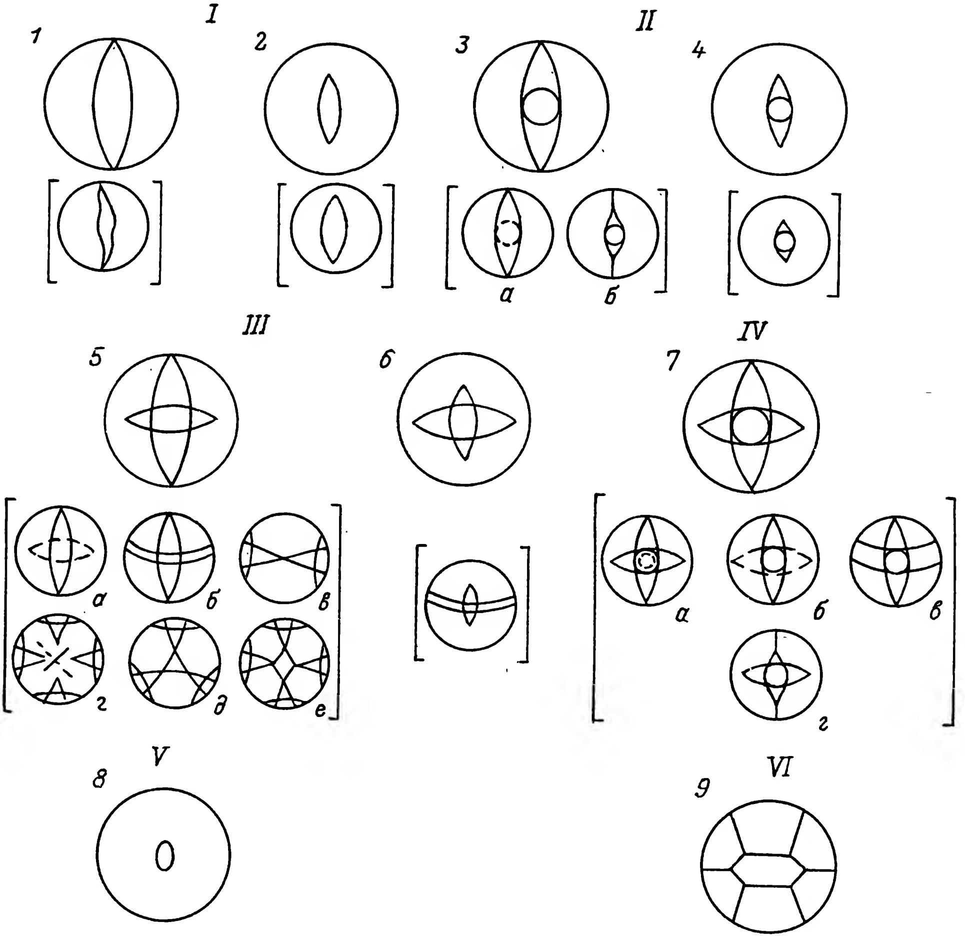


Рис. 4. Апертурные типы пыльцы в сем. *Solanaceae* (в квадратных скобках даны вариации).

I—VI — основные апертурные группы (объяснения в тексте). *1—9* — апертурные типы (названия типов приведены в тексте): *1* — 3—4(2, 6)-длиннобороздный (бороздовидный); *2* — 3(4, 5)- или 4—8-короткобороздный (борозды промежуточной длины); *3* — 3(4)-длиннобороздно-поровый (*а* — бороздно-поровидный, *б* — борозды щелевидные); *4* — 3(4—много)- или 5—8-короткобороздно-поровый (борозды едва заметны); *5* — 3(2, 4)-длиннобороздно-оровый (*а* — бороздно-оровидный, *б* — бороздно-слитнооровый, *в* — 2-слитнобороздно-оровый (вид с полюса), *г—е* — гетероапертурные (вид с полюса)); *6* — 3(4)-короткобороздно-оровый (бороздно-слитнооровый); *7* — 3(4)-длиннобороздно-порово-оровый (*а* — бороздно-поровидно-оровый, *б* — бороздно-порово-оровидный, *в* — бороздно-порово-слитнооровый, *г* — борозды щелевидные); *8* — 3—5-поровый; *9* — безапертурный или скрытоапертурный.

Группа *II*. Бороздно-поровые: *3* — длиннобороздно-поровый (тип Fabiana), *4* — короткобороздно-поровый (типы Brunfelsia и Streptosolen).

Группа *III*. Бороздно-оровые: *5* — длиннобороздно-оровый (тип Solanum), *6* — короткобороздно-оровый (тип Datura).

Группа *IV*. Бороздно-порово-оровые: *7* — длиннобороздно-порово-оровый (тип Oryctes).

Группа *V*. Поровые: *8* — экваториально-поровый (тип Jaborosa).

Группа *VI*. Безапертурные или скрытоапертурные: *9* — безапертурный или скрытоапертурный (тип Mandragora).

Проведенная типификация апертур пыльцевых зерен позволила рассмотреть возможные направления их эволюции в сем. *Solanaceae*.

Обсуждая вопросы эволюции пыльцы современных цветковых растений, Д. Б. Архангельский (1982) считает, что отдельные уровни в эволюции отражаются именно в типах апертур, а в числе и размерах апертур — лишь отдельные эволюционные линии (направления). Иначе говоря, уровни эволюции отражены основными типами апертур, или группами апертур (бороздный, поровый, бороздно-оровый, бороздно-поровый и др.), а отдельные эволюционные линии — многочисленными и разнообразными апертурными типами, отличающимися друг от друга числом апертур, их расположением, размерами и т. д.

Как отмечалось выше, характерной особенностью пыльцевых зерен пасленовых является наличие самых разнообразных апертурных типов, как простых, так и сложных. Другая особенность — многообразие переходных апертурных форм, или вариаций. Анализ полученных данных позволил установить отдельные уровни, а также возможные направления в эволюции апертур пыльцы в семействе (рис. 5).

В эволюции типов апертур четко выделяются три основных уровня: 1) нижний — бороздный; 2) средний — бороздно-поровый и бороздно-оровый; 3) верхний — сложный длиннобороздно-порово-оровый и поровый.

Наиболее примитивным типом пыльцы в семействе является меридионально-3—4(2, 6)-бороздный (бороздовидный) тип Physochlaina, дальнейшая специализация которого в процессе эволюции могла идти в двух направлениях и привести в конечном счете (в пределах данного семейства) к возникновению в одном случае меридионально-3(4)-бороздно-порово-орового типа, а в другом — экваториально-3—5-порового.

При этом для первого направления характерны длиннобороздные типы апертур, а для второго — коротлобороздные.

Доминирующим в эволюции апертур пыльцы в семействе, очевидно, является первое (длиннобороздное) направление, охватывающее преобладающее число (более 50) изученных родов (рис. 5, *I*). От бороздных пыльцевых зерен типа Physochlaina эволюция могла идти по двум линиям: путем образования ор возник меридионально-3(2, 4)-бороздно-оровый-тип Solanum, а путем появления в бороздах пор возник меридионально-3(4)-бороздно-поровый тип Fabiana.

Дальнейшее усложнение апертур, происшедшее вследствие появления 3-го апертурного элемента у пыльцы обеих линий (с несколько меньшей вероятностью во втором случае), могло привести к возникновению наиболее усовершенствованного для данного направления меридионально-3(4)-бороздно-порово-орового типа Oryctes. Среди указанных сложноапертурных типов доминирующими являются 3(2, 4)-длиннобороздно-оровый и 3(4)-длиннобороздно-порово-оровый типы, выявленные у пыльцы представителей почти 40 изученных родов.

Довольно оригинальным путем шла эволюция меридионально-коротлобороздных типов, представленная небольшой по числу родов ветвью (рис. 5, *II*).

Через промежуточную (в эволюционном аспекте) 3(2, 4)-бороздную вариацию коротлобороздного типа (отмеченную, как указывалось выше, лишь у пыльцевых зерен рода *Metternichia*) эволюция шла в сторону постепенного укорачивания борозд с образованием двух возможных вариантов коротлобороздного типа: в одном случае — 3(4, 5)-коротлобороздного типа Sessea, в другом — 4—8-коротлобороздного типа Browallia.

В дальнейшем тип Sessea мог являться исходным для возникновения более сложных апертурных типов — 3(4)-коротлобороздно-орового (тип Datura) или 3(4—много)-коротлобороздно-порового (тип Brunfelsia), а тип Browallia — для 5—8-бороздно-порового типа Streptosolen. Отмеченное усложнение в строении апертур у пыльцы коротлобороздных типов, по-видимому, не имело дальнейшего развития. Таким образом, появление экваториально-3—5-порового типа Jaborosa могло произойти, во-первых, в результате непосредственного перехода 3(4, 5)- и 4—8-коротлобороздных типов в поровый путем укорачивания борозд;

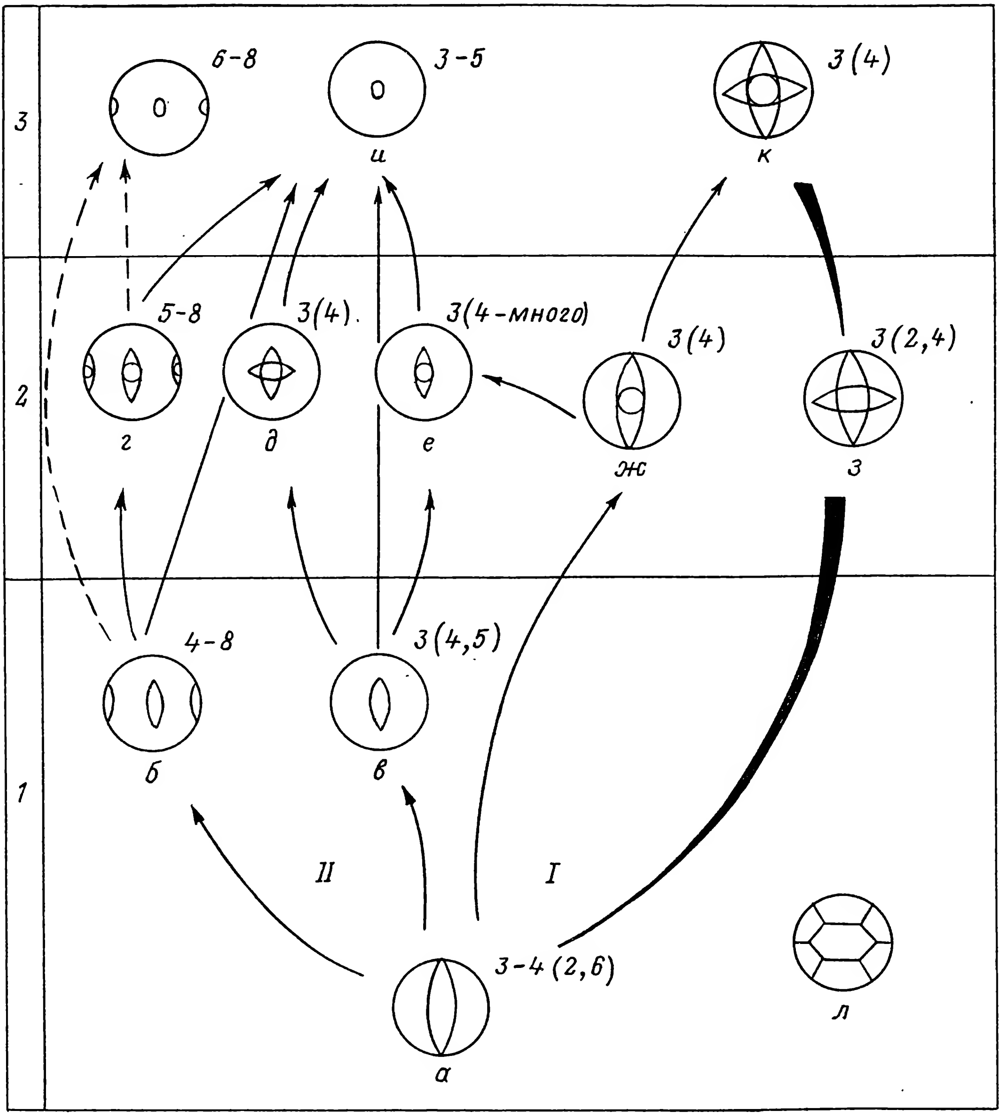


Рис. 5. Возможные направления эволюции апертурных типов пыльцы в сем. *Solanaceae*. *I*, *II* — направления эволюции; *1*—*3* — уровни эволюции.

во-вторых, в результате постепенного укорочения, а затем полной редукции борозд у короткобороздно-порового типа; в-третьих, путем редукции оры и дальнейшего укорачивания борозды у короткобороздно-орового типа. Однако следует отметить, что переход типов Browallia и Streptosolen в тип Jaborosa возможен лишь для пыльцевых зерен, у которых число борозд равно 4 или 5. Что же касается 6—8-бороздных и 6—8-бороздно-поровых пыльцевых зерен из первых 2 типов, то их дальнейшая эволюция, очевидно, могла бы привести к образованию гипотетического экваториально-6—8-порового типа, не отмеченного нами у пыльцевых зерен пасленовых.

Таким образом, каждое из указанных основных направлений в эволюции апертур пыльцы в сем. *Solanaceae* имеет свои специфические особенности. Так, если для длиннобороздного направления характерно дальнейшее усложнение апертур, то для короткобороздного — тенденция к их упрощению.

Не исключается возможность определенной связи между двумя указанными направлениями через 3(4)-длиннобороздно-поровый тип Fabiana, тенденция к дальнейшему усложнению у которого проявлялась значительно слабее, чем у длиннобороздно-орового типа. В данном случае постепенное укорачивание борозд, а затем и полная их редукция также могут привести к образованию экваториально-порового типа.

Совершенно обособленное положение в эволюции апертур пыльцы сем. *Solanaceae* занимают безапертурные или скрытоапертурные пыльцевые зерна рода *Mandragora*, выделенные в самостоятельный тип. Выявленные при этом различия пыльцевых зерен по форме, особенностям строения экзины, а также по типу скульптуры общей поверхности свидетельствуют о сильной изолированности данного рода с палинологической точки зрения.

Попытка наложения на представленную схему эволюционного развития апертур данных по скульптуре общей поверхности привела к довольно интересным результатам. Установлено, что для пыльцы с наиболее примитивным в семействе апертурным типом (тип Physochlaina) характерны бородавчатый и гранулярный типы скульптуры, которые встречаются также на всех уровнях эволюционного развития у пыльцы длиннобороздных апертурных типов. При этом данные об отмеченной ранее довольно сильной взаимосвязи между 3(2, 4)-бороздно-оровым и 3(4)-бороздно-порово-оровым апертурными типами пыльцы согласуются также и с данными, указывающими на доминирование у них одного и того же (гранулярного) типа скульптуры. В то же время у пыльцы 3(4)-длиннобороздно-порового типа наблюдается тенденция к доминированию сетчатого типа скульптуры, характерного также и для пыльцы 3(4—много)-короткобороздно-порового (тип Brunfelsia) апертурного типа.

Для пыльцы короткобороздного направления в целом характерно наличие струйчатого, сетчатого, складчатого и ямчатого типов скульптуры.

Таким образом, усложнение апертур у пыльцевых зерен первого (длиннобороздного) направления сочетается с доминированием одного из примитивных (гранулярного) типов скульптуры, в то время как у пыльцевых зерен второго (короткобороздного) направления упрощение апертур проходит на фоне некоторой специализации скульптурных типов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Упрощенный ацетолизный метод обработки пыльцы // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 4. С. 385—387.

Айрапетян А. М. Апертурный полиморфизм пыльцы у вида *Physalis maxima* L. (*Solanaceae*) // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 1991. Вып. 13. С. 107—115.

Алешина Л. А. *Solanaceae* — Пасленовые // Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae—Zygophyllaceae*. Л., 1978. С. 137—145.

Архангельский Д. Б. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 890—898.

Романов И. Д. Морфология пыльцы видов картофеля // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1966. Т. 37. Вып. 3. С. 132—142.

Сандина И. Б., Тарасевич В. Ф. Палинологические данные к изучению родов *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str. (*Solanaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 146—154.

Смольянинова Л. А., Голубкова В. Ф. К методике исследования пыльцы // ДАН СССР. 1950. Т. 75. Вып. 1. С. 125—126.

Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений. М., 1956. 486 с.

Anderson G. J., Gensel P. G. Pollen morphology and the systematics of *Solanum* section *Basarthrum* // Pollen et Spores. 1976. Vol. 18. N 4. P. 533—552.

Barnabas B. Characteristics of the membrane at the pollen pores of *Solanum dulkamara* L. // Acta Agr. Ac. Sci. Hung. 1972. Vol. 21. P. 319—325.

Basak R. K. The pollen grains of *Solanaceae* // Bull. Bot. Soc. Bengal. 1967. Vol. 21. N 1. P. 49—58.

Bonnefille R. Atlas des Pollens d'Ethiopie // Adansonia. 1971. Vol. 11. P. 463—518.

Bowers K. A. W. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (*Solanaceae*) // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. P. 633—638.

Diez M. J., Ferguson I. K. Pollen morphology of *Mandragora autumnalis* Bertol. (*Solanaceae*) // Pollen et Spores. 1984. Vol. 26. N 2. P. 151—160.

Di Fulvio T. E. Sobre et pollen de *Nierembergia* (*Solanaceae*) // Kurtziana. 1976. Vol. 9. P. 87—91.

Edmonds J. M. Pollen morphology of *Solanum* L. section *Solanum* // Bot. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 88. N 3. P. 237—251.

Gentry J. L., Jr. Pollen morphology of the *Salpiglossideae* (*Solanaceae*) // The biology and taxonomy of the *Solanaceae*. Linn. Soc. Symp. / Ed. by J. G. Hawkes, R. N. Lester, A. D. Scelding. London, 1979. Vol. 7. P. 327—349.

Heusser C. G. Solanaceae // Pollen and Spores of Chile. N. Y., 1971. P. 57—58.

Hossain M. Observation on stylar heteromorphism in *Solanum torvum* Sw. (*Solanaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 66. P. 291—301.

Murry L. E., Echbaugh W. H. A palynological study of the *Solaninae* (*Solanaceae*) // Grana. 1971. Vol. 11. N 2. P. 65—78.

Natarajan A. T. Studies in the morphology of pollen grains — *Tubiflorae* // Phyton. 1957. Vol. 8. N 1. P. 21—42.

Peng G.-F., Zhou S.-M., Zhang S.-Q., Zhao D.-P., Zhang Y.-L., Lu A.-M. Pollen morphology of Chinese *Datura* and its taxonomic significance // Acta Phytotax. Sin. 1985. Vol. 23. N 1. P. 29—41.

Polo J. M., Diez M. J. Solanaceae // B. Valdes, M. J. Diez, I. Fernandez. Atlas polinico de Andalucia occidental. 1987. P. 251—261.

Punt W., Monna-Brands M. Solanaceae // The Northwest European pollen flora / Ed. by W. Punt, G. C. S. Clarke. Amsterdam, 1980. Vol. 8. P. 1—30.

Rao A. R., Shukla P. Pollen flora of Upper Gangetic plants. Delhi, 1975. 130 p.

Srivastava V. Pollen dimorphism in the heterostyled *Solanum melongena* L. // Curr. Sci. Ind. 1979. Vol. 48. N 8. P. 354—355.

Zhang Z.-Y., Lu A.-M. Pollen morphology of subtribe *Hyoscyaminae* (*Solanaceae*) // Acta Phytotax. Sin. 1984. Vol. 22. P. 175—180.

Институт ботаники НАН Республики Армения
Ереван

Получено 10 VI 1994

SUMMARY

The apertural types of pollen grains in the family *Solanaceae* have been investigated. The pollen of 103 species from 55 genera has been studied, the palynological data on 11 other genera were used. 9 apertural types, united into 6 chief groups have been established. The possible ways of the evolution of apertural types of pollen grains were regarded. Three levels and two principal evolutionary trends (long-colpate and short-colpate), derived from the primitive long-colpate apertural type Physochlaina, have been established. The granulate type of sculpture of the pollen grains predominates in the long-colpate trend; while striate, reticulate, rugulate and foveolate types of sculpture prevail in the short-colpate trend.

УДК 582.475.2 : 581.522.4
© 1995

И. Т. Кищенко

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PICEA* (*PINACEAE*) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

I. T. KISHCHENKO. EFFECT OF ECOLOGICAL FACTORS ON THE DEVELOPMENT OF SOME REPRESENTATIVES OF THE GENUS *PICEA* (*PINACEAE*) UNDER INTRODUCTION CONDITIONS

Изучены особенности сезонного развития 1 аборигенного и 5 интродуцированных видов ели в таежной зоне России (Южная Карелия). Установлены характер и степень влияния главнейших факторов среды на сроки наступления фенологических фаз вегетативной сферы. Наибольшее сходство с ритмикой развития *Picea abies* обнаружено у *P. obovata*, наименьшее — у *P. omorica*.

Знание фенологических особенностей конкретного вида растений позволяет устанавливать наиболее благоприятные сроки посева и посадки, сбора семян, борьбы с вредителями, болезнями и др. Особое значение эти исследования имеют для интродукции растений: на их основе можно объективно оценить перспективность интродуцентов (Лапин, 1977; Булыгин, 1979; Потапова, 1985; Плотникова, Губина, 1986).

Целью исследования являлось изучение особенностей сезонного развития представителей рода *Picea* в условиях интродукции, а также влияния на этот процесс важнейших факторов среды. Подобные работы на северо-западе России ранее не проводились.

Материал и методика

Наблюдения вели с 1978 по 1993 г. в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета, расположенного на северном берегу Петрозаводской губы Онежского оз. (подзона средней тайги). Объектами исследований служили представители 6 видов рода *Picea*: ель обыкновенная *P. abies* (L.) Karst., ель сибирская *P. obovata* Ledeb., ель черная *P. mariana* Britt., ель канадская *P. canadensis* (Mill.) Britt., ель колючая *P. pungens* Engelm. f. *glauca* Regel, ель сербская *P. omorica* (Panc.) Purk. Характеристика объектов исследований приведена в табл. 1.

Фенологические наблюдения проводили, используя методические указания ряда авторов (Ярославцев и др., 1973; Бейдеман, 1974; Шкутко и др., 1974; Елагин, 1975; Булыгин, 1979; Методика..., 1979; Фенологические..., 1982), через каждые 2—3 сут. Фиксировали время прохождения таких фенофаз, как набухание и разверзание вегетативных почек, начало и окончание линейного роста побегов, опробковение побегов, обособление хвои на побегах, завершение роста и вызревание, расцвечивание и опадение хвои, обособление на побегах почек (Булыгин, 1979). Фенофаза считалась наступившей, если она отмечалась не менее чем у 30 % побегов всех особей исследуемого вида. Отсутствие данных по развитию репродуктивной сферы объясняется небольшим возрастом изучен-

ТАБЛИЦА 1

Виды ели	Место происхождения саженцев (города)	Возраст, лет	Высота, м	Наличие семеношения
Колючая	С.-Петербург	36	12.7	Есть
Канадская	»	33	11.2	»
Черная	Бухарест	19	4.7	Нет
Сербская	»	19	3.8	»
Сибирская	Минск	23	6.4	»
Обыкновенная	Петрозаводск	22	5.8	»

ных особей. Климатические факторы регистрировали на метеостанции, расположенной в 3 км к юго-западу от Ботанического сада. По результатам 15-летних наблюдений сформировали банк данных, обработанный с помощью рекомендуемых для этих целей статистических методов. Полученные показатели оценены на достоверность на 5%-м уровне значимости (Зайцев, 1972, 1978, 1981).

Результаты и их обсуждение

Анализ данных статистической обработки наблюдений показал, что ошибка средней многолетней величины фенодат весьма незначительна и, как правило, не превышает 1—2 сут (табл. 2). Лишь для фаз окончания линейного роста побегов и обособления почек ее величина возрастает до 4—5 сут. Наибольшая вариабельность фенодат характерна также для этих двух фенофаз: среднеквадратическое отклонение составляет от 14 до 22 сут. Для остальных фенофаз его величина, как правило, значительно меньше (4—8 сут). Изучая рост различных видов ели, многие авторы обнаружили, что погодичная изменчивость сроков начала тех или иных фенофаз может варьировать от нескольких суток до 1 мес (Иваненко, 1962; Шкутко и др., 1974).

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что ритмика сезонного развития изучаемых видов ели имеет свои специфические особенности. По среднемноголетним данным, первыми (11—15 V) начинают набухать почки у ели обыкновенной, сибирской, канадской и ели колючей (табл. 2). У ели черной и сербской эта фенофаза отмечается на 2—4 сут позже.

В фазу разверзания почек раньше всех (25—28 V) вступают ель обыкновенная и ель сибирская, позже всех (8 VI) — ель колючая и ель черная.

Линейный рост побегов начинается почти одновременно с предыдущей фенофазой, при этом сохраняются отмеченные различия по видам: дольше всего (до 6 VIII) растут побеги у ели обыкновенной. Самые ранние сроки завершения этого процесса (25—29 VII) характерны для ели канадской, колючей и сербской.

Наиболее поздние сроки (25—29 VII) опробковения основания побегов отмечаются у ели сибирской, а у остальных видов — на 1 нед раньше. Раньше всего процесс опробковения побегов по всей длине завершается у ели обыкновенной (11 VIII), а позже всего (19—25 VIII) — у ели колючей.

Обособление хвои у евроазиатских видов ели происходит уже 3—6 VI, а у североамериканских — на 3—7 сут позже. Наиболее ранние сроки (8—13 VI) завершения роста хвои наблюдаются у ели обыкновенной и сибирской, а наиболее поздние — у ели колючей и сербской. Самой первой (6—8 X) в фазу расцвечивания хвои вступает ель колючая, а последними (23—24 X) — евроазиатские виды. Дольше всего (до 15—16 XI) отмирающая хвоя держится у ели обыкновенной и сибирской. У остальных она начинает опадать уже 15—23 X.

Обособление вегетативных почек у изучаемых видов происходит почти одновременно — 25—29 VII.

Таким образом, проведенные исследования показали, что фазы роста и вызревания побегов, обособления и завершения роста хвои у аборигенного вида

ТАБЛИЦА 2

Статистические показатели сезонного развития различных видов ели

Показатели	Виды ели					
	колючая	канадская	черная	сербская	сибирская	обыкновенная
Набухание вегетативных почек						
M	12 V	11 V	17 V	19 V	15 V	15 V
$M_{\text{М}}$	1.5	1.5	1.5	1.6	1.9	1.9
G	10.0	6.7	5.7	6.1	7.1	7.3
Развертание вегетативных почек						
M	8 VI	2 VI	31 V	2 VI	28 V	25 V
$M_{\text{М}}$	1.6	1.8	1.6	1.4	1.4	2.0
G	6.2	6.8	5.4	4.4	5.2	7.9
Начало линейного роста побегов						
M	4 VI	2 VI	31 V	5 VI	28 V	25 V
$M_{\text{М}}$	2.9	1.8	1.5	1.2	1.4	2.0
G	11.2	6.8	6.2	4.5	5.2	7.9
Окончание линейного роста побегов						
M	29 VII	26 VII	30 VII	25 VII	2 VIII	27 VII
$M_{\text{М}}$	4.5	3.6	5.4	4.2	3.8	5.0
G	17.5	14.1	20.0	16.2	13.8	19.4
Опробковение оснований побегов						
M	16 VII	18 VII	21 VII	20 VII	20 VII	19 VII
$M_{\text{М}}$	1.0	0.8	0.8	0.9	2.1	0.6
G	3.8	3.2	3.7	3.6	7.9	2.3
Опробковение ростовых побегов по всей длине						
M	18 VIII	19 VIII	21 VIII	21VIII	24 VIII	11 VIII
$M_{\text{М}}$	1.7	1.3	1.5	1.4	1.0	5.0
G	6.6	2.9	5.6	5.3	3.8	19.3
Обособление хвои на побегах						
M	12 VI	10 VI	5 VI	4 VI	6 VI	3 VI
$M_{\text{М}}$	1.5	2.1	2.0	2.5	1.5	1.4
G	5.6	8.2	7.3	10.1	5.4	5.4
Завершение роста и вызревание хвои						
M	21 VI	17 VI	14 VI	17 VI	14 VI	13 VI
$M_{\text{М}}$	1.6	1.6	2.4	1.5	1.6	6.4
G	6.3	6.3	8.9	5.9	6.1	6.1
Расцвечивание отмирающей хвои						
M	6 X	11 X	23 X	17 X	24 X	24 X
$M_{\text{М}}$	3.1	4.9	0.9	2.9	4.8	1.0
G	12.0	18.8	3.4	14.3	4.5	3.8
Опадение хвои						
M	16 X	20 X	5 XI	23 X	16 XI	15 XI
$M_{\text{М}}$	2.6	3.2	0.8	2.3	1.2	2.6
G	10.1	12.5	3.1	10:9	4.6	9.4
Обособление на побегах почек						
M	25 VII	26 VII	25 VII	25 VII	28 VII	29 VII
$M_{\text{М}}$	4.7	4.6	4.1	5.6	5.0	5.4
G	18.4	17.8	15.5	21.6	18.7	20.08

Примечание. M — средняя фенодата; $M_{\text{М}}$ — ошибка средней фенодаты; G — среднеквадратическое отклонение фенодаты, сут.

начинается на 2—10 дней раньше, а фазы расцвечивания и опадения хвои, а также обособления почек — на 1—18 дней позже, чем у интродуцентов. Очередность наступления фенофаз у изученных видов ели из года в год не изменяется; этот вывод согласуется с мнением Н. В. Трулевич (1983). Однако изменчивость фенодат по годам заметно различается: у североамериканских видов она в 2 раза ниже, чем у южноевропейских. Наибольшая стабильность в сроках фенофаз при этом характерна для аборигенного вида.

Авторы многочисленных исследований (Ворошилов, 1960; Сабинин, 1966; Фролова, 1979, и др.) убедительно показали, что особенности развития различных видов растений обусловлены их неодинаковой требовательностью к экологическим факторам. Поэтому, определив диапазон толерантности той или иной фенофазы к экологическим факторам, можно судить о степени адаптации вида к условиям местообитания. При анализе состояния среды в момент начала фенофаз обнаружена очень сильная погодичная вариабельность значений относительной влажности воздуха, атмосферных осадков и суммарной солнечной радиации. Между тем температурный режим в момент вступления растения в очередную фенофазу, бесспорно, важен. Так, набухание почек при самой высокой среднесуточной температуре воздуха (+10 °С) и наибольшей сумме положительных температур (220—230 град.-ч) начинается у южноевропейских видов. Для других видов ели величины этих параметров среды намного ниже (соответственно 7—8 °С и 160—190 град.-ч). Разверзание почек у ели сербской и колючей происходит при повышении температуры до 12—13 °С, а суммы температур — до 380—450 град.-ч. У остальных видов эта фенофаза начинается при более прохладной погоде (10—11 °С и 80—110 град.-ч). Линейный рост побегов у всех видов начинается при почти одинаковой температуре — 10—12 °С. Однако требовательность к количеству тепла для начала данной фенофазы у ели обыкновенной, сибирской и канадской значительно ниже (около 300 град.-ч), чем у других видов (360—450 град.-ч).

Из работ ряда авторов (Цинговатов, 1963 (1964); Максимова, 1979; Фролова, 1979; Зайцев, 1981) следует, что особенности роста и развития побегов определяются не столько текущим, сколько предшествующим состоянием среды. Для проверки этого положения проводили многофакторный дисперсионный анализ, чтобы установить силу влияния факторов среды на соответствующие фенодаты за предшествующую пятидневку. Оказалось, что сила этого влияния зависит от фактора, самой фенофазы и биологии вида. Данные табл. 3 свидетельствуют о том, что четыре изучаемых фактора в комплексе оказывают влияние на сроки наступления фенофаз у всех исследуемых видов на 73—98 %. Лишь в нескольких случаях величина этого влияния снижалась до 40—65 %.

Как выяснилось, температура воздуха наиболее сильное влияние (22—43 %) оказывает на сроки начала набухания почек. Подобная зависимость не обнаружена только для ели черной. Влияние данного фактора на разверзание почек у североамериканских видов снижается до 14—37 %, а у других видов почти не прослеживается. Прекращение роста побегов в незначительной мере (9—22 %) зависит от температурного режима. Еще более ослабевает влияние данного фактора на фазу опробковения основания побегов, особенно у южноевропейских видов. В фазе опробковения побегов по всей длине только ель колючая испытывает сильное воздействие (34—41 %) температуры; у других видов эта зависимость очень слаба либо вовсе отсутствует.

Достоверное влияние температуры на сроки обособления хвои установлено для ели сибирской и южноевропейских видов (19—60 %). Гораздо слабее этот фактор отражается на сроках завершения роста хвои (10—22 %), ее расцвечивания (22—38 %) и обособления почек (9—37 %).

На развитии растений заметно сказывается и относительная влажность воздуха. Степень влияния этого фактора на фазу набухания почек достигает 18—48 %. Окончание роста побегов связано с ним довольно слабо (4—22 %). Однако

ТАБЛИЦА 3

Показатель степени влияния экологических факторов предшествующей пятидневки на сроки наступления фенофаз у различных видов ели, %

Показатели	Виды ели					
	колючая	канадская	черная	сербская	сибирская	обыкновенная
Набухание вегетативных почек						
Т	43	18	1	27	22	36
В	35	24	48	45	29	33
О	2	37	6	0	12	17
Р	3	25	30	2	30	10
К	93	86	85	73	93	96
Разверзание вегетативных почек						
Т	37	25	2	0	4	4
В	20	28	45	42	34	23
О	17	1	26	10	22	33
Р	15	55	17	17	21	22
К	89	84	90	68	81	92
Начало линейного роста побегов						
Т	12	9	2	1	4	7
В	25	23	44	46	35	32
О	47	14	25	16	21	32
Р	10	35	19	9	22	20
К	94	81	90	71	81	91
Окончание линейного роста побегов						
Т	12	9	17	14	22	14
В	13	22	4	15	25	23
О	22	20	14	48	27	56
Р	50	93	66	19	31	2
К	97	94	97	96	95	96
Опробковение основания побегов						
Т	4	18	1	5	28	6
В	48	16	37	36	42	44
О	32	21	20	15	5	13
Р	2	1	1	4	13	1
К	86	56	59	63	88	64
Опробковение побегов по всей длине						
Т	34	1	11	0	0	7
В	42	63	34	70	31	14
О	0	15	8	1	8	36
Р	0	10	24	8	1	41
К	86	79	77	79	40	97
Обособление хвои на побегах						
Т	5	0	29	60	19	1
В	34	37	31	12	355	60
О	39	42	17	14	15	11
Р	13	2	16	7	19	17
К	87	91	91	93	73	89
Завершение роста хвои						
Т	10	12	10	15	13	22
В	32	42	21	48	43	62
О	16	9	32	9	29	6
Р	32	18	28	22	2	2
К	91	81	91	90	88	92
Расцвечивание отмирающей хвои						
Т	25	30	—	22	—	—
В	23	24	—	4	—	—
О	3	12	—	6	—	—
Р	29	24	—	12	—	—
К	80	90	—	44	—	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Показатели	Виды ели					
	колючая	канадская	черная	сербская	сибирская	обыкновенная
Обособление на побегах почек						
Т	8	7	12	9	11	8
В	4	11	15	12	14	14
О	26	11	13	18	29	29
Р	52	68	54	58	43	47
К	97	97	94	97	97	97

Примечание. Т — температура воздуха; В — относительная влажность воздуха; О — атмосферные осадки; Р — суммарная солнечная радиация; К — комплексное влияние факторов; «—» — не определяли.

на фазы опробковения побегов, роста и опадения хвои заметно влияет влажность воздуха (24—70 %). Лишь в трех случаях это влияние снижается до 14—21 %. Обособление почек довольно слабо зависит от данного фактора (4—15 %).

Степень влияния атмосферных осадков на ту или иную фенофазу в значительной мере обусловливается биологическими особенностями вида и обычно достигает 10—40 %. Для части видов в некоторые периоды развития такое влияние вовсе отсутствует. В первой и последней фазах искомая зависимость не обнаружена.

Величина суммарной солнечной радиации существенно сказывается на ходе вегетативного развития растений. Данный фактор заметно влияет на сроки набухания вегетативных почек у ели сибирской, канадской и черной (25—30 %). Для всех видов обнаружена существенная зависимость фазы разверзания почек от этого фактора. Прекращение роста побегов связано с интенсивностью солнечной радиации у всех видов (19—66 %), за исключением ели обыкновенной. На фазе опробковения побегов влияние этого параметра не сказывается у всех изучаемых видов (41 %), за исключением ели обыкновенной. Определенное влияние (7—45 %) оказывает солнечнй свет на фазу обособления хвои у всех видов, за исключением ели канадской. Завершение роста хвои не связано с данным фактором только у ели обыкновенной и сибирской. У североамериканских и южноевропейских видов прослеживается существенное влияние (26—29 %) этого фактора на сроки расцвечивания хвои.

Из изучаемых факторов на сроки обособления почек у всех исследуемых видов ели наиболее сильно влияет солнечная радиация.

В проведенных ранее исследованиях (Гурский, 1957; Ворошилов, 1960; Сабинин, 1966; Шкутко, 1973; Елагин, 1976) установлено, что погодные условия периода заложения зимующих почек могут заметно сказаться на развитии побегов в следующем году. Данные табл. 4 свидетельствуют о существенной и достоверной положительной корреляции между фенодатами большей части изучаемых видов ели и температурой воздуха этого периода ($r = 0.5—0.9$). Исключение составляет фаза расцвечивания хвои, для которой обнаруженная связь носит отрицательный характер. Фаза опробковения побегов от температуры воздуха, как правило, не зависит.

Существенное влияние на развитие растений оказывает и влажность воздуха в период заложения почек ($r = 0.3—0.9$). Такая зависимость не прослеживается лишь в фазе опробковения побегов.

Заметная корреляция количества осадков этого периода отмечена со следующими фенофазами: положительная — с окончанием роста побегов, расцвечиванием хвои, обособлением почек; отрицательная — с опадением хвои.

Солнечная радиация в период заложения почек существенно влияет на ход всех фенофаз, за исключением фенофаз опробковения побегов, расцвечивания и опадения хвои.

ТАБЛИЦА 4

Изменчивость коэффициента корреляции между факторами среды предыдущего года и сроками начала фенологических фаз исследуемых видов ели

Фенологические фазы	Температура воздуха	Относительная влажность воздуха	Атмосферные осадки	Суммарная солнечная радиация
Набухание вегетативных почек	0.44—0.56	0.87—0.94	0.15—0.57	0.74—0.89
Разверзание вегетативных почек	0.57—0.82	0.77—0.93	0.03—0.49	0.77—0.89
Начало линейного роста побегов	0.55—0.81	0.70—0.95	0.03—0.48	0.77—0.91
Окончание линейного роста побегов	0.81—0.90	0.96—0.98	0.72—0.84	0.65—0.82
Опробковение основания побегов	0.11—0.65	0.01—0.79	0.08—0.67	0.02—0.69
Опробковение побегов по всей длине	0.03—0.88	0.31—0.98	0.12—0.65	0.01—0.90
Обособление хвои на побегах	0.64—0.76	0.70—0.95	0.01—0.60	0.58—0.86
Завершение роста хвои	0.57—0.97	0.75—0.99	0.01—0.71	0.53—0.93
Расцвечивание отмирающей хвои	0.44—0.93	0.93—0.99	0.96—0.99	0.01—0.03
Обособление на побегах почек	0.79—0.91	0.97—0.98	0.54—0.83	0.61—0.91

Анализ полученных данных по срокам наступления фенофаз и силе влияния на них экологических факторов позволил оценить меру соответствия сезонного развития аборигенного и интродуцированных видов, а значит, и установить степень их адаптированности к новым условиям существования. По этим показателям наиболее близкой к ели обыкновенной оказалась ель сибирская, затем следуют ель канадская, колючая, черная и, наконец, ель сербская.

Исследования проведены по теме гранта № 2-101-24-39.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 154 с.

Булыгин Н. Е. Фенологические наблюдения над древесными растениями. Л., 1979. 97 с.

Ворошилов В. Н. Ритм развития растений. М., 1960. 135 с.

Гурский А. В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.—Л., 1957. 140 с.

Зайцев Г. Н. Краткое пособие по математической обработке данных фенонаблюдений. М., 1972. 7 с.

Зайцев Г. Н. Комплексная оценка надежности результатов массовых фенологических наблюдений // Методы современной биометрии. М., 1978. С. 113—118.

Зайцев Г. Н. Фенология древесных растений. М., 1981. 119 с.

Елагин И. Н. Методика проведения и обработки фенологических наблюдений за деревьями и кустарниками в лесу // Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. Красноярск, 1975. С. 3—20.

Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск, 1976. 230 с.

Иваненко Б. И. Фенология древесных и кустарниковых пород. М., 1962. 183 с.

Лапин П. И. Научные основы и результаты интродукции древесных растений // Журн. общ. биол. 1977. № 5. С. 781—793.

Максимова Г. Н. Термический режим и пространственная дифференциация фенологических процессов // Термический фактор в развитии растений различных географических зон. Тез. докл. на Всесоюз. конф. М., 1979. С. 9—11.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР // Бюл. ГБС АН СССР. 1979. Вып. 113. С. 3—8.

Потапова С. А. Сезонное развитие интродуцированных сосен // Бюл. ГБС АН СССР. 1985. Вып. 137. С. 28—31.

Плотникова Л. С., Губина Е. М. Рост и развитие древесных растений в культуре // Сезонный ритм интродуцированных древесных растений флоры СССР в ГБС АН СССР. М., 1986. С. 127—149.

Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., 1966. 195 с.

Трулевич Н. В. Эколого-фитоценотическая основа интродукции растений природной флоры СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1983. 44 с.

Фенологические наблюдения (организация, проведение, обработка). Л., 1982. 223 с.

Фролова Л. А. Термический фактор и фазы сезонного развития представителей рода Ель в Ботаническом саду МГУ на Ленинских горах // Термический фактор в развитии растений различных географических зон. Тез. докл. на Всесоюз. конф. М., 1979. С. 32—34.

Цинговатов Л. В. К фенологической характеристике весеннего вегетационного периода усадьбы лесничества имени профессора Г. Ф. Морозова Белинского района Пензенской области // Уч. зап. Пензенск. гос. пед. ин-та. 1963 (1964). Вып. 10. С. 175--183.

Шкутко Н. В., Александрова М. С., Фролова Л. А. К методике фенологических наблюдений над хвойными растениями в ботанических садах // Бюл. ГБС АН СССР. 1974. Вып. 91. С. 8—14.

Ярославцев Г. Д., Булыгин Н. Е., Захаренко Г. С., Кузнецов С. И. Фенологические наблюдения над хвойными. (Методические указания). Ялта, 1973. 48 с.

Петрозаводский государственный университет

Получено 2 III 1994

SUMMARY

Seasonal developmental features of one indigenous and five introduced species of *Picea* have been studied in the taiga zone of Russia (Southern Karelia). The characteristic features and the extent of the effect of temperature and air humidity, the atmospheric precipitations and the solar radiation on the dates of phenological phases in vegetative shere have been ascertained. *Picea abies* and *P. obovata* showed the greatest similarity in the rhythmics of development, *P. omorica* — the least, *P. canadensis*, *P. pungens* and *P. mariana* occupy the intermediate position.

УДК 581.526.426.2 (470.22)

© 1995

Г. Г. Герасименко, С. А. Комолова, Ю. В. Прошкина

О РАЗВИТИИ СОСНОВО-ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ВАЛААМСКОГО АРХИПЕЛАГА[1]

G. G. GERASIMENKO, S. A. KOMOLOVA, Yu. V. PROSHKINA. DEVELOPMENT OF PINE-SPRUCE FORESTS OF VALAAM ARCHIPELAGO

Рассмотрена проблема смены сосновых насаждений еловыми на Валаамском архипелаге. Материал проанализирован с точки зрения позиций динамической типологии. Предложена схема рядов развития одного типа леса — ельника мохово-разнотравно-черничного.

Изучение развития сосново-еловых лесов Валаамского архипелага представляет особый интерес. Во-первых, леса здесь сохраняют черты девственных таежных лесов и имеют значительный возраст (до 300 лет). Такие леса практически отсутствуют на территории Карелии (Яковлев, Воронова, 1959). Во-вторых, вследствие островной природы района, его географического положения, своеобразия почвообразующих пород и сильной расчлененности рельефа создаются разнообразные условия местообитания. В-третьих, представляет интерес влияние хозяйственной деятельности человека в процессах смены сосновых и еловых древостоев.

Цель данного исследования — типологическая оценка сосново-еловых лесов Валаамского архипелага на основе принципов динамической типологии и прогнозирование их будущего состояния.

Валаамский архипелаг состоит из 500 островов общей площадью 3600 га и расположен в северной части Ладожского оз. на расстоянии около 40 км от его берегов. В результате значительного влияния озера на климатические особенности островов сглаживается суточный и сезонный ход температуры воздуха, смягчаются заморозки и снижается их вероятность, сдвигаются сроки начала и конца фенофаз у многих растений, включая древесные, наблюдаются туманы и сильные ветры. Можно сказать, что на небольшой территории создаются уникальные климатические условия.

Острова Валаамского архипелага образовались в результате глыбово-блоковых движений кристаллического фундамента Ладожской котловины в палеозойско-мезозойско-палеогеновый период времени (Ладожское озеро, 1978). Диабазы, слагающие острова, являются частью огромного интрузивного тела, протянувшегося в широтном направлении от г. Приозерска на западе до пос. Салми (в Карелии) на востоке. Ширина его составляет около 30 км, протяженность — 100 км.

Географическое положение островов на стыке южно- и среднетаежной подзон, сильная каменистость и малая мощность рыхлых отложений повлияли на

---

[1] Исследования финансировались по грантам Российского фонда фундаментальных исследований и Государственной научно-технической программы.

специфику растительности, что отразилось на процессах почвообразования. В широко распространенных редкостойных насаждениях с обильным развитием трав происходит аккумуляция органического вещества не только в лесной подстилке, но и в минеральном горизонте. Накоплению гумуса способствуют повышенное содержание обменных катионов и основной характер элювия.

Согласно существующему лесотипологическому районированию, леса Валаамского архипелага (далее — Валаам) относятся к округу сосново-еловых лесов Приладожской низменности средней подзоны тайги (Яковлев, Воронова, 1959). Для лесов Валаама в основном характерны все особенности лесов округа. Господствуют здесь сосняки: они занимают 59.4 % покрытой лесом площади, ельники — 34.4 %, однако ель распространена практически так же широко, как и сосна. Это объясняется тем, что ель часто встречается как значительная примесь во многих сосновых насаждениях. Как уже было отмечено, в лесах Валаама преобладают высоковозрастные насаждения. Так, древостои старше 140 лет составляют 46.6 %, в том числе древостои более 200 лет — 3.3 %. В то же время очень мало молодняка (3.4 %). Сравнительно большие площади (14.5 %) занимают средневозрастные насаждения. Более чем на 3/4 они представлены «финскими» культурами (посадки на вырубках 30—40-х годов), среди которых 97 % составляет сосна (Кучко и др., 1989).

Ельники Валаама несколько моложе сосняков. Отсутствие более старых ельников можно объяснить повышенной ветровальностью ели, с возрастом увеличивающейся. Тем не менее бóльшая часть валаамских ельников (73 %) имеет возраст выше 100 лет. Ельники Валаама абсолютно или относительно разновозрастные, в них значительна примесь сосны и березы.

Деятельность человека долгое время существенно не влияла на облик валаамского леса и сводилась в основном к уборке поваленных деревьев, использовавшихся на топливо. В XVIII в., очевидно, большое количество леса было использовано для нужд монастырского строительства (Рывкин, 1990). Однако для окончательного утверждения необходимы точные архивные данные. Позже, несомненно, некоторое количество деревьев вырубалось для строительства, однако оно не было значительным. С конца XVIII в. на Валааме началось каменное строительство, а во второй половине XIX в. часть бревен монастырь завозил с материка (Кучко и др., 1989; Рывкин, 1990).

Наиболее значительный урон валаамским лесам был нанесен в 1918—1940 гг., когда архипелаг входил в состав Финляндии. Следы опустошения до сих пор можно увидеть на Емельяновских о-вах, в районе Черного мыса и в некоторых других местах. Во второй половине 30-х годов значительные площади лесов были вырублены, но на их месте сразу же были посажены «финские» культуры.

Интенсивное освоение Валаама в рекреационных целях ведется в последние 25 лет, за которые в лесах архипелага произошли существенные негативные изменения. В настоящее время Валаам ежегодно посещают 110—130 тыс. человек. На площадях активного рекреационного использования изменяются структура и состояние древостоев, ухудшаются условия возобновления леса, нарушается целостность травяно-мохового покрова, уплотняется почва (Белоусова, 1983; Лазарева, Морозова, 1983; Кучко и др., 1989).

Процесс смены сосны елью в таежной зоне получил очень широкое распространение и был описан рядом исследователей (Гордягин, 1901; Дыренков, 1968; Валяев, 1971). Развивая мысль о полном перекрытии экологического ареала сосны на европейском Севере ареалом ели, А. А. Гордягин (1901) высказал мнение о временном характере процесса смены ельников сосняками лишь в результате пожаров и рубки. Противниками этой идеи были последователи школы Г. Ф. Морозова, считавшие сосняки коренной формацией, как и ельники (Морозов, 1930).

Результатом этой дискуссии стало быстрое накопление фактического материала о влиянии на ход смены сосна—ель отдельных экологических факторов и стихийных явлений. Наблюдения показали, что существует связь между типом леса и характеристиками условий местопроизрастания. Прежде всего была установлена избирательная способность ели в освоении почв суглинистых и глинистых, а сосны — в освоении песчаных почв. Однако только механический анализ почвы не мог способствовать объяснению переходных вариантов сообществ и данных о ельниках на песчаных почвах. С применением химического анализа расширилось понимание этой проблемы. Для объяснения причин произрастания разных пород деревьев на разных почвах был предложен такой показатель почв, как коэффициент ненасыщенности (Зайцев, 1931). Было показано, что еловые насаждения избирают те почвы, в которых в зоне, доступной корневой системе, имеются минеральные или органические горизонты, обладающие большой емкостью поглощения при значительном участии в составе обменных катионов кальция; в таких условиях сосна не выдерживает конкуренции с елью.

Проблема влияния стихийных, антропогенных факторов на процессы смены сосны елью и ели сосной рассматривается во многих работах (Кириллов, 1907; Корчагин, 1954; Дыренков, 1968, 1984; Валяев, 1971; Мелехов, 1981). Отмечается, что в течение последних двух-трех столетий деятельность человека способствовала увеличению роли ели в формировании насаждений Карелии и расширению ее ареала на севере Европы в целом. Механизмы этого процесса на примере выборочных и сплошных рубок были подробно рассмотрены А. А. Кирилловым (1907). Влияние пожара как причины экзогенных смен признается несомненным. Однако наряду с общепризнанным мнением относительно того, что результатом пожара является восстановление сосняка, существуют исследования, в которых показано, что верховые пожары в сосняках и существование логовых ельников, не затронутых пожаром, способствуют смене сосны елью.

Таким образом, в настоящее время признано, что динамику смен этих пород необходимо объяснять с учетом целого комплекса факторов. При рассмотрении сроков смены сосны елью в Ленинградской обл. А. А. Ниценко (1955) предлагает учитывать 2 одновременно происходящих процесса: 1) продолжающееся с послебореального периода завоевание елью прежних сосновых местообитаний; 2) наложение разного рода экзогенных процессов.

При исследованиях выявлена различная длительность периода полного вытеснения сосны елью в процессе эндодинамических смен в разных типах леса. Заключения о том, что в сериях Oxalidosa, Myrtillosa, Vacciniosa, Polytrichosa, Equisetocarioso—Sphagnosa, Herbosa коренными являются ельники, а в сериях Cladinosa и Sphagnosa — сосняки, подтверждаются материалом ряда исследователей (Дыренков, 1968; Валяев, 1971).

Тот факт, что сосна на протяжении всего послеледникового периода до хозяйственной деятельности человека занимала большую территорию в Карелии, объясняется спецификой почвенно-гидрологических условий и регулярным воздействием пожаров. В результате исследований, посвященных данным экзогенным сменам, показаны их разные вероятность и продолжительность минимального срока полного вытеснения в различных типах леса (Дыренков, 1968). Так, было установлено, что вблизи экологического оптимума сосны и ели (серии Oxalidosa, Myrtillosa, Polytrichosa) препятствием для эндодинамической смены сосны елью служат пожары, вызывающие катастрофические разрушения еловых ценозов как минимум раз в 240 лет.

В данном исследовании были использованы теоретические принципы динамической типологии, разработанные в лаборатории геоботаники Биологического НИИ Санкт-Петербургского государственного университета при изучении развития сосновых и еловых лесов северо-запада России (Ипатов, 1990; Ипатов и др., 1991). Тип леса понимается как абстрактная динамическая система. Элементы этой системы — стадии (фазы) последовательно сменяют друг друга в рядах или циклах развития, восстановления, флуктуаций сообществ. Ряды и циклы развития одного типа леса объединяют общие тенденции к формированию одинаковых климаксовых сообществ. Предполагается, что в сходных условиях экотопа в силу одинакового формирования биотопа в конце развития возникают сходные сообщества с эдификаторами, наиболее полно отвечающими условиям среды и возможностям флоры. Экотоп в данной системе — совокупность факторов абиотической среды, не изменяющихся под влиянием сообщества (климат, рельеф, гидрологический режим, механический состав почв, почвообразующие породы и др.). Биотоп — совокупность абиотических факторов среды, трансформируемых сообществом (мощность горизонта A_0A_1, кислотность, содержание гумуса, валовых и подвижных форм азота, фосфора, калия и др.). Под типом насаждения понимаются те стадии развития, где эдификатором является производная или коренная древесная порода. Основная порода на стадиях биотопического климакса либо полностью отсутствует, либо находится на начальных возрастных стадиях, а производная порода реализует все свои эдификаторные возможности в формировании биотопа и в целом сообществе. Стадии в развитии типа насаждения образуют демутационные ряды. Нормальный демутационный ряд включает в себя стадии с предельно возможной в данных условиях плотностью древостоя. Аберрационно-демутационный ряд представляет собой ряд восстановительных стадий с изреженным древостоем.

Материал и методика

Материал был собран в июле 1992 г. Валаамской экспедицией Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. В работе использованы стандартные геоботанические методики. Было заложено 30 пробных площадей (20 × 20 м) на нескольких островах Валаамского архипелага. Для закладки площадей выбирали участки леса с наименьшими следами воздействия человека. Наряду с этим необходимо было максимально охватить различные варианты присутствия ели в сосново-еловых лесах.

Каждое описание включало в себя характеристику подроста и подлеска, травяно-кустарничкового яруса, древостоя. На каждой пробной площади у 3 господствующих деревьев и 1 дерева II яруса ели *Picea abies* (L.) Karst. и сосны *Pinus sylvestris* L. были взяты керны. Для характеристики экологической обстановки под пологом определяли освещенность с помощью показателя сквозистости (Ипатов и др., 1979) и сомкнутость древостоя (визуально). Для всех пробных площадей были отмечены особенности положения в рельефе, экспозиция и крутизна склона, выраженность микрорельефа, присутствие различных нарушений (следов пожара, ветровала, рубок). Для характеристики почвенных условий на площади производили описание одного-двух почвенных разрезов. С каждой площади были взяты почвенные образцы из двух горизонтов и образцы подстилки (всего 90 образцов). Для всех почвенных образцов был проведен механический анализ, измерены кислотность нижнего почвенного горизонта в водной вытяжке, потеря от прокаливания. Механический анализ почв проводили по методике Н. А. Качинского (Практикум по почвоведению, 1980).

Для определения возраста и толщины годичных колец обработано 151 модельное дерево. Ширину приростов годичных колец измеряли с помощью бинокуляра. Погрешность измерений составляет 0.01 см. Для обработки кривых хода роста использовали серию бонитировочных программ (вычисление возраста деревьев, построение бонитировочных кривых за последние 160 лет по радиусу, по площади сечения ствола, по площади кольца прироста) (Ипатов, Герасименко, 1988). В работе использованы бонитировочные шкалы, основанные на зависимости годичного прироста и его производных от возраста (Ипатов, Герасименко, 1988).

При обработке данных, характеризующих древостой и условия местообитания, использовали программу Statgraphics vers. 2.1; 3.0 Manugistics. Ins., методы — корреляционный анализ, факторный анализ с методом ортогонального вращения варимакс.

Результаты и их обсуждение

Анализ механического состава почв показал, что все образцы относятся к классу рыхло-песчаных почв (варьирование фракции физической глины в пределах 0—5 %, физического песка — 95—100 %). Дополнительное название — гравелисто-песчаная — отражает каменистость почв архипелага. Данные почвы являются легкими, обладают определенными водно-физическими свойствами, экологически значимыми для растений. Среди положительных свойств можно отметить хорошую водопроницаемость, благоприятный воздушный режим, быстрое прогревание; отрицательными являются низкая влагоемкость и, как следствие, недостаток влаги, бедность гумусом и элементами питания, незначительная поглотительная способность.

Для уменьшения размерности пространства исходных признаков среды (экотопических) использовали факторный анализ. Учитывали следующие признаки экотопа: мощность почвенного профиля, мощность элювиального горизонта, потерю от прокаливания элювиального горизонта, кислотность элювиального горизонта, мощность подстилки и гумусового горизонта, положение в рельефе, процентное содержание мелкозема (фракции менее 1 мм), процентное содержание крупного песка (1—0.5 мм), содержание средне-мелкопесчано-крупнопылеватой фракции (0.5—0.01 мм), содержание физической глины (менее 0.01 мм), процентное содержание камней (фракции более 10 мм; фракции 5—10 мм; фракции 3—5 мм), процентное содержание гравия (1—3 мм).

На основании анализа факторной структуры исходной матрицы были выбраны 6 признаков экотопа, имеющих максимальные нагрузки по 3 первым факторам, которые определили 56.2 % варьирования: 1) мощность почвы; 2) положение в рельефе; 3) содержание фракции физического песка 0.5—0.01 мм; 4) содержание фракции физического песка 1—0.5 мм; 5) содержание фракции мелкозема; 6) содержание фракций камней 3—10 мм. Факторный анализ по 6 признакам позволил выявить 3 основных фактора, определяющих 87.4 % варьирования.

Наибольшую нагрузку на фактор 1 имеют следующие признаки: содержание фракций физического песка 0.5—0.01 и 1—0.5 мм. Различия в содержании данных фракций мелкозема в почве во многом определяются геологической историей района (различным их соотношением в моренных, флювиогляциальных отложениях, береговых отложениях и в стоячих водах). Особенности этих фракций по их водным свойствам — большая водопроницаемость фракции 1—0.5 мм и большие максимальная влагоемкость и высота капиллярного поднятия фракции 0.5—0.01 мм — могут играть существенную экологическую роль для растений. По фактору 2 наибольшую нагрузку несут признаки: содержание мелкозема и сумма содержаний крупного песка и средне-мелкопесчано-крупнопылеватой фракции. Соотношение камней и мелкозема в почве связано как с историей отложений, так и с воздействием склоновых процессов, вызывающих пересортировку и вымывание мелкозема. Во многих исследованиях отмечено, что сосна легче переносит каменистость, чем ель (Зайцев, 1931; Валяев, 1971). По фактору 3 наибольшую нагрузку имеют мощность почвы и положение исследуемого участка в рельефе. Эти признаки, несомненно, имеют очень важное экологическое значение для древостоя, так как на более мощных почвах, формирующихся на кристаллических породах, развиваются древостои с более высокой жизненностью; положение лесного массива в рельефе связано с защищенностью древостоя в рельефе от ветра.

В целях выяснения экотопической роли вышеназванных факторов были вы-

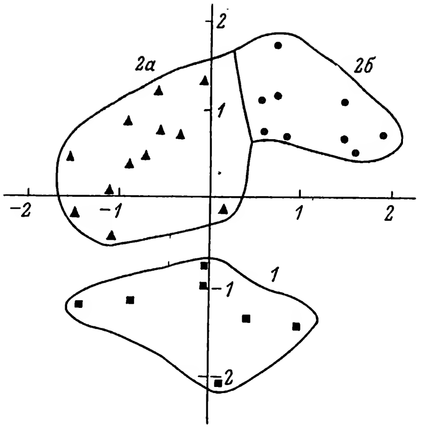


Рис. 1. Распределение пробных площадей в пространстве главных факторов 2 (F_2) и 3 (F_3).

1, *2а*, *2б* — достоверно различающиеся группы экотопа. Площади охарактеризованы по 6 признакам экотопа. По оси абсцисс — значения фактора 2 (F_2); по оси ординат — значения фактора 3 (F_3).

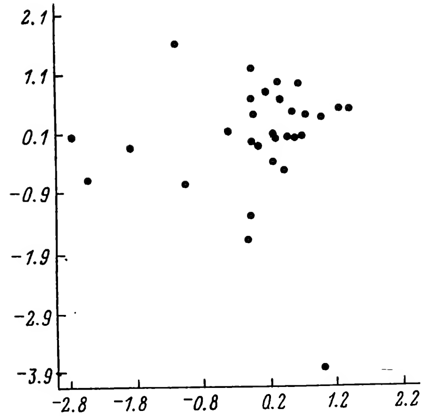


Рис. 2. Распределение пробных площадей в пространстве главных факторов 1 и 2.

Площади охарактеризованы по стандартным признакам древостоя. По оси абсцисс — значения фактора 1; по оси ординат — значения фактора 2.

числены корреляции этих факторов с некоторыми характеристиками древостоя. Проверку достоверности корреляций осуществляли с использованием критерия Стьюдента и *z*-преобразования Фишера. При 5%-м уровне существенности достоверными являются корреляции фактора 2 с количеством елей I яруса на пробной площади ($r = 0.417$) и фактора 3 со средней окружностью ели на пробной площади ($r = 0.434$).

Таким образом, наиболее информативными и имеющими достоверные связи с характеристиками древостоя являются следующие признаки экотопа: содержание фракции камней, мелкозема, мощность почвы и положение в рельефе. Полученный результат имеет экологическое объяснение: 1) увеличение содержания мелкозема по сравнению со скелетной частью почвы благоприятно влияет на произрастание ели; 2) увеличение мощности почвы и защищенность от ветра положительно влияют на жизненность ели.

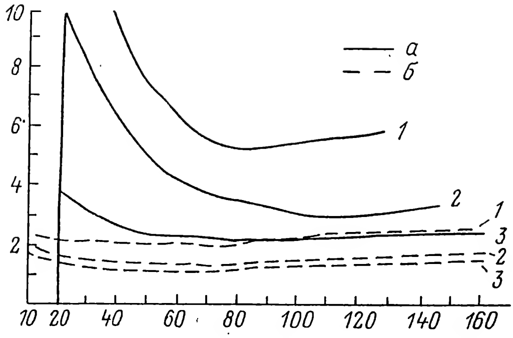
Распределение описаний в пространстве факторов 2 и 3 экотопа позволяет выделить 3 группы описаний (рис. 1). Оценка достоверности по критерию Стьюдента показала, что группы *1* и *2* различаются по фактору 2, а группы *2а* и *2б* — по фактору 3. Выделенные группы имеют следующие экотопические особенности: *1*) почва содержит относительно много мелкозема и мало камней (3—10 мм); *2а*) выражена каменистость почвы, почвы маломощные, приурочены к вершинам гряд и верхним частям склонов; *2б*) выражена каменистость почвы, почвы относительно мощные, приурочены к пониженным формам рельефа.

В результате исследования было установлено, что наиболее значимыми для господствующих древесных пород характеристиками экотопа являются содержание мелкозема, содержание камней (3—10 мм), мощность почвы и положение в рельефе. Однако варьирование данных характеристик экотопа не находит достоверного отражения в распределении оценок древостоя. На основании этих фактов можно предположить, что обнаруженное нами варьирование экотопических характеристик находится в пределах одного типа, т. е. все имеющиеся описания относятся к одному типу экотопа.

Для выяснения особенностей варьирования характеристик древостоя был проведен факторный анализ по 17 признакам древостоя (среднегеометрический возраст ели I яруса, средняя высота ели I яруса, средняя высота ели II яруса,

Рис. 3. Кривые динамики бонитета по площади сечения ствола для *Picea abies* (*а*) и *Pinus sylvestris* (*б*) 1 пробной площади.

1—3 — разные деревья. По оси абсцисс — возраст деревьев, лет; по оси ординат — классы бонитета.



средняя окружность ствола ели I яруса, средняя окружность ствола ели II яруса, количество возобновления ели на 1 га, количество подроста ели на 1 га, количество деревьев ели II яруса на 1 га, среднегеометрический возраст сосны I яруса, средняя высота сосны I яруса, средняя окружность ствола сосны I яруса, количество возобновления сосны на 1 га, средняя площадь сечения ствола для сосны, средняя площадь сечения ствола для ели, количество сосен I яруса на площади, количество елей I яруса на площади, среднегеометрический возраст ели II яруса). 4 первых фактора определили 67.5 % варьирования. Наибольший вклад в фактор 1 внесли следующие 9 признаков с нагрузками более 0.54, отражающих развитие ели I и II ярусов (средний возраст, высота, окружность, площадь сечения, количество деревьев I и II ярусов). По фактору 2 наибольшую нагрузку имеют признаки, характеризующие состояние сосны I яруса (окружность, высота, возраст). По фактору 3 нагрузку имеют признаки, отражающие степень присутствия сосны в насаждении (количество сосен на площади, площадь сечения ствола сосны).

На основании анализа распределения описаний в факторном пространстве установлено, что основная группа описаний (22) располагается очень компактно, и только 8 описаний имеют определенные особенности (рис. 2).

Для более полной характеристики описаний перейдем к анализу оценок жизненности деревьев. На основе прироста по площади сечения ствола были рассчитаны значения бонитетов для ели и сосны. Анализ бонитетов показал, что их варьирование у доминирующих деревьев в пределах 1 пробной площади является столь значительным (до 3—4 баллов), что использование средних оценок бонитета нецелесообразно (рис. 3).

На бонитировочных кривых наблюдаются некоторые интересные особенности I яруса древостоя (рис. 3): во всех описаниях бонитет ели варьирует в значительно большей степени, чем бонитет сосны; для ели характерны более высокие показатели бонитета; наиболее высокие показатели бонитета встречаются в древостоях с возрастом менее 100 лет; в I ярусе могут быть представлены ели разных поколений, значительно различающиеся по оценкам бонитета; значения бонитета для деревьев I яруса — не менее 1. На основании вышесказанного можно сделать вывод, что все описания относятся к одному типу леса. Таким образом, анализ оценок бонитета позволяет подчеркнуть два важных момента: во-первых, варьирование бонитетов в пределах одного описания аналогично варьированию бонитетов господствующих деревьев из разных описаний; во-вторых, распределение в факторном пространстве признаков древостоя не выявляет каких-либо групп описаний, т. е. все анализируемые сообщества представляют собой один тип леса.

Условное название типа леса — ельник мохово-разнотравно-черничный (Ипатов, 1990). Тип леса в данном случае имеет сложную схему развития и состоит из двух типов насаждений (Ипатов, 1990; Ипатов и др., 1991). Один тип насаждения, завершающийся биотопическим климаксом, является производ-

Основные показатели возрастных стадий нормального и аберрационного демутационных рядов

Ряды	Возрастная стадия, лет	Общая площадь сечения древостоя ($\bar{x} \pm m$), см	Площадь сечения ели ($\bar{x} \pm m$), см	Сомкнутость ($\bar{x} \pm m$)
Нормальный	90—120	16.0 ± 2.2	***10.8 ± 1.1***	***0.7 ± 0.04***
	120—150	18.5 ± 1.29	***11.3 ± 0.27***	0.6 ± 0.07
	150—180	***18.7 ± 0.55***	***11.4 ± 0.11***	***0.6 ± 0.01***
Аберрационный	90—120	13.7 ± 0.89	***6.5 ± 0.77***	***0.4 ± 0.06***
	120—150	14.3 ± 2.20	***5.1 ± 0.29***	0.5 ± 0.09
	150—180	***13.4 ± 1.45***	***7.0 ± 0.80***	***0.4 ± 0.05***

Примечание. Полужирным курсивом набраны достоверно различающиеся (по критерию Стьюдента) значения нормального и аберрационного демутационных рядов.

ным. В нашем случае это чистые сосняки. При внедрении в сосняки ели с того момента, когда ель начинает выступать в роли эдификатора, можно условно говорить, что мы имеем дело с другим типом насаждения, заключительной стадией которого будет экотопический климакс — чистый ельник. Наши описания в большей части представляют собой ряды, которые приводят к экотопическому климаксовому циклу. Все описания по среднегеометрическому возрасту ели были разделены на следующие возрастные стадии (исходя из имеющегося диапазона значений): 90—120 лет, 120—150, 150—180, более 180 лет. Описания с наибольшей плотностью древостоя относили к нормальному ряду, а относительно разреженные — к аберрационно-демутационному. Было проведено статистическое сравнение различных параметров древостоя на одних и тех же возрастных стадиях в нормальном и аберрационном рядах (см. таблицу). По всем сравниваемым показателям обнаружены достоверные различия.

На основе наших материалов и литературных данных можно прийти к выводу, что наиболее информативными показателями для анализа различий нормального и аберрационно-демутационных рядов в сосново-еловых лесах являются площадь сечения ели, площадь сечения древостоя, плотность древостоя, шт./га, количество ели I и II ярусов, количество подроста и возобновления ели, количество возобновления сосны, сомкнутость, мощность подстилки. Наблюдаются также различия в видовом составе травяно-кустарничкового яруса. Так, в описаниях аберрационного ряда чаще встречаются виды *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Empetrum nigrum* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., лишайники *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladina stellaris* (Opiz.) Brodo., *C. arbuscula* (Wallr.) Hale et Culb., *C. rangiferina* (L.) Nyl. Обильны злаки *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth., *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur, иногда встречается *Melica nutans* L. В стадиях нормального ряда большую роль играют черника *Vaccinium myrtillus* L. и зеленые мхи: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Polytrichum commune* Hedw., также часто в пониженных элементах рельефа были отмечены виды сфагновых мхов: *Sphagnum Girgensohnii* Russ., *S. nemoreum* Scop., *S. compactum* DC.

При сравнении показателей соседних возрастных стадий в пределах нормального ряда достоверных различий не обнаружено. Причиной этого может быть тот факт, что мы изучали насаждения старше 90—100 лет. Процессы интенсивной конкуренции и изреживания активно идут в насаждениях 20—100-летнего возраста, и возрастные стадии с интервалом в 20 лет позволяют выявить закономерности этого процесса (Ипатов и др., 1991).

Деревья в возрасте до 100 лет отличаются не только высокими показателями бонитета, но и особым ростом. Так, например, бонитеты сосен 90—100 лет достоверно превосходят бонитеты старших поколений ($t = 3.23$, $t = 2.97$), а различия в дисперсиях свидетельствуют о разных тенденциях их хода роста (критерий Фишера $F = 4.86$, $F = 3.98$) (рис. 3). Такое же явление наблюдается у ели ($t = 2.81$, $t = 2.80$; $F = 3.85$, $F = 3.13$).

Выводы

Сосна в сосново-еловых лесах Валаама в основном представлена высоковозрастными древостоями и входит в I ярус. В пределах каждой пробной площади мы наблюдали только одно ее поколение (в ряде описаний это сосна с возрастом около 240 лет, в других — около 150, 190 лет, а также молодые древостои на месте сплошных рубок — 60—80 лет). Возобновление сосны присутствует, однако она массово гибнет и не дает развитого подроста.

Развитие ели отличается активностью. Эта порода не только входит в I ярус, но и образует разновозрастные древостои с активным возобновлением и подростом. Бонитировочные оценки показывают в среднем более высокую жизненность у ели, чем у сосны.

Существование на Валаамском архипелаге сосновых лесов длительное время поддерживалось естественными пожарами. Хозяйственная деятельность монастыря благодаря уходу за лесом не наносила вреда сосновым лесам. В настоящее время леса здесь имеют следы проводимых с 70-х годов интенсивных рубок и отличаются высокой захламленностью. Обилие валежника и остатков невывезенных спиленных деревьев способствуют прорастанию и развитию *Picea abies*. Культура посадки сосны практически забыта на островах. Важным моментом является также то, что на островах осуществляются пожароохранные мероприятия, по сути препятствующие естественному возникновению сосны. Анализ состояния сосны и ели в хвойных лесах архипелага позволяет сделать следующий прогноз: без экзогенных воздействий будет происходить смена сосны елью.

На основании параметров экотопа и характеристик древостоя все описанные сообщества Валаамского архипелага можно отнести к одному типу леса — ельнику мохово-разнотравно-черничному.

Наиболее информативными для выявления нормальных и аберрационных рядов являются следующие характеристики: общая площадь сечения, площадь сечения ели, плотность древостоя, шт./га, количество ели I и II ярусов, количество подроста и возобновления ели и сосны, сомкнутость, мощность подстилки.

Различия в возрастных стадиях после 100 лет в пределах нормального ряда не прослеживаются.

Особенностью сосново-еловых лесов Валаамского архипелага является сильное варьирование оценок бонитета доминирующих деревьев в каждом сообществе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белоусова Н. А. Воздействие рекреационных нагрузок на живой напочвенный покров // Природные комплексы Валаама и воздействие на них рекреации. Петрозаводск, 1983. С. 100—118.

Валяев В. Н. Смена сосны елью в Карелии и ее проблемы // Лесоведение. 1971. № 1. С. 3—11.

Гордягин А. Я. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири // Тр. О-ва естествоисп. при Имп. Казанск. ун-те. Казань, 1901. Т. 34, 35. Вып. 2-3. С. 1—420.

Дыренков С. А. О смене сосны елью на Вепсовской возвышенности // Лесоведение. 1968. № 5. С. 12—23.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 155 с.

Зайцев Б. Д. Почвенные условия местопроизрастания сосны и ели. М.—Л., 1931. 96 с.

Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1380—1389.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Таблицы бонитирования древьев и древостоев. Л., 1988. 63 с.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—829.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. Н. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Кириллов А. А. Некоторые наблюдения над исчезновением сосны в северо-восточной части европейской части России // Лесной журн. 1907. Вып. 5. С. 30—35.

Корчагин А. А. Условия возникновения пожаров и горимость лесов европейского Севера // Очерки по растительному покрову СССР. Сб. 1. Л., 1954. С. 182—323.

Кучко А. А., Белоусова Н. А., Кравченко А. В., Крутов В. И., Лазарева М. П., Морозова Р. М. Экосистемы Валаама и их охрана. Петрозаводск, 1989. 194 с.

Ладожское озеро. Петрозаводск, 1978. 203 с.

Лазарева И. П., Морозова Р. М. Почвы островов Валаамского архипелага // Природные комплексы Валаама и воздействие на них рекреации. Петрозаводск, 1983. С. 59—76.

Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. Л., 1981. 159 с.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.—Л., 1930. 440 с.

Ниценко А. А. Растительность Ленинградской области и пути ее преобразования: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1955. 38 с.

Практикум по почвоведению / Под ред. И. С. Кауричева. М., 1980. 268 с.

Рывкин В. Р. По Валааму. Петрозаводск, 1990. 253 с.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 190 с.

Биологический научно-исследовательский
институт СПбГУ
Санкт-Петербург

Получено 28 XII 1994

SUMMARY

The problem of successin of the pine-stands by the spruce-stands in the islands of Valaam archipelago are considered. The investigations are based at the principles of forest dynamic typology. The teoretical scheme of the series of development of forest type — Moss-grass-billberry spruce forest are proposed. It is demonstrated that the succession of pine by the spruce will take place without external influences.

УДК 581.55

© 1995

С. Н. Кирпотин, С. Н. Воробьев, В. Ф. Хмыз, Т. В. Гузынин, С. А. Скобликов, А. Е. Яковлев

СТРОЕНИЕ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПЛОСКОБУГРИСТЫХ БОЛОТ НАДЫМ-ПУРСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

S. N. KYRPOTIN, S. N. VOROBJEV, V. F. KHMYZ, T. V. GUZYNIN, S. A. SKOBLIKOV, A. E. YAKOVLEV. STRUCTURE AND DYNAMICS OF PLANT COVER OF PLANE PALSA MIRES IN NADYM-PUR WATERSHED OF WEST-SIBERIA PLANE

Рассмотрены структура растительного покрова и современная динамика поверхности плоскобугристых болотных комплексов слабо изученного в природном отношении Надым-Пурского междуречья Западно-Сибирской равнины. При анализе геометрических свойств ландшафтного рисунка плоскобугристых торфяников предложено использовать аппарат теории симметрии.

Зона бугристых болот занимает в Западной Сибири территорию в 425 тыс. км^2. Она наиболее хорошо выражена и имеет максимальную протяженность (63—68° с. ш.) в пределах Надым-Пурского междуречья. Здесь практически сплошные массивы плоскобугристых болот заходят далеко на юг и достигают отрогов Сибирских увалов (Усова, 1983). Западнее и восточнее эта зона болот смещается к северу и имеет меньшую протяженность в широтном направлении. Так, в Таз-Енисейском междуречье южная граница зоны бугристых болот проходит от устья р. Таз несколько севернее 66-й параллели, образуя резкий изгиб к северу вблизи долины р. Енисей, заходит за широту полярного круга (Пьявченко, Федотов, 1967); в Обь-Надымском междуречье она начинается за 65-й параллелью (Гринь, 1940).

Надым-Пурское меджуречье представляет собой слабо исследованный в природном отношении регион. Бугристые болота этой территории изучались сотрудниками Западно-Сибирской экспедиции Государственного гидрологического института, проводившими геоботанические обследования в бассейнах рек Айваседапур, Пякупур, Пур-Пе, Тыдыотта, Пангода, Сэде-Яха, Лонг-Юган и в районе Сибирских увалов (Новиков, Усова, 1979, 1983; Усова, 1983). Другие геоботаники работали на севере Западно-Сибирской равнины в пределах лесотундровой зоны либо западнее (Гринь, 1940; Говорухин, 1956; Тыртиков, 1967, 1979; Тодосейчук, 1973), либо восточнее (Пьявченко, 1963; Пьявченко, Федотов, 1967).

В течение 3 лет (с 1989 по 1992 г.) комплексной экспедицией лаборатории почвоведения НИИ биологии и биофизики при Томском университете проводилось обследование ландшафтов Надым-Пурского междуречья в рамках договора с Тюменским институтом «Гипротюменьнефтегаз» по ландшафтно-экологическому обеспечению проектов нефтяных и газовых месторождений. Предварительное изучение территории междуречья проводилось по аэрофотоснимкам и топографическим картам М. 1 : 25 000 и 1 : 10 000. По фотоизображению были выявлены контрастные типы ландшафтов и намечена сеть ключевых участков. Дальнейшее изучение территории проводилось аэровизуальными методами в сочетании с детальным почвенно-геоботаническим обследованием ключевых участков (выполнено 256 полных геоботанических описаний). На некоторых модельных площадках в пределах ключевых участков была проведена мензульная съемка поверхности. В рамках технического задания договора были составлены карты микроландшафтов (по терминологии Е. А. Галкиной, 1959) М. 1 : 25 000 территории «Северо-Комсомольского» нефтегазоносного месторождения (900 км^2), занимающего водораздельную часть междуречья Пур-Пе—Танлова (64—65° с. ш., 75—76° в. д.). К картам были приложены подробная экспликация (42 типа микроландшафтов) и альбом аннотированных аэрофотоснимков с указанием дешифровочных признаков.

Территория Надым-Пурского междуречья представляет собой плоскую, слабо расчлененную равнину морского и озерно-аллювиального генезиса (абс. отм. 60—120 м) с преобладанием почвообразующих пород легкого механического состава (Геокриология..., 1989). В таких условиях она должна быть слабо дренируемой. Однако обилие водотоков — мочажин, ручьев, рек — свидетельствует о высокой гидрологической активности территории и о хорошем дренаже, а большое количество хасыреев (спущенных озер; в центре водораздела они составляют 20 % от общего количества озер) является, по мнению А. А. Земцова (1976), критерием активного неотектонического поднятия территории. Это хорошо согласуется с данными, приведенными в книге «Геокриология СССР. Западная Сибирь» (1989), где отмечается, что территория междуречья испытывает в новейший этап устойчивые положительные движения.

Климат рассматриваемой территории континентальный, избыточно увлажненный. Средняя температура изменяется от −6.9 до −7.6 °С. Среднегодовое количество осадков 410—460 мм. Снежный покров сохраняется в течение 220—230 дней — с середины сентября до начала мая, причем мощность его на плоских поверхностях незначительна и не превышает 1—1.5 м. Это связано с тем, что бо́льшая часть осадков (70—75 %) выпадает в теплый период в виде слабоинтенсивных длительных дождей (Геокриология..., 1989). Мощным рельефообразующим фактором, влияющим на процесс болотообразования, в условиях лесотундры являются устойчивые сильные ветры северного направления (средняя скорость 6—10 м/с), которые вызывают дефляцию обнаженных песчаных и торфяных поверхностей, береговую абразию термокарстовых озер, их обмеление и заболачивание с южной подветренной стороны из-за накопления здесь вымываемого торфяного материала.

Многолетняя мерзлота при большой мощности (60—100 м) распространена почти сплошь и приурочена к торфяникам и заторфованным безлесным участкам, за исключением русел крупных и средних рек (Земцов, 1976). Понижение кровли многолетнемерзлых пород отмечается в поймах малых рек, на высоких залесенных внутриболотных гривах, под грядово-мочажинными болотами, а также под таликовыми озерами и в мочажинах бугристых торфяников (Геокриология..., 1989). Так, в результате гидрогеологического бурения, проведенного сотрудниками Института «Гипротюменьнефтегаз» в бассейнах рек Пякупур и Пур-Пе, установлено, что минеральный грунт под топями и ложбинами бугристых болот до глубины 10—15 м находится в талом состоянии, что создает особые гидрогеологические условия для формирования напорных грунтовых вод (Усова, 1983).

Избыточное увлажнение и слабая расчлененность поверхности создавали в прошлом благоприятные условия для активного заболачивания территории междуречья, поэтому на большей его части сформировались криогенные гумусово-железистые торфянисто-глеевые почвы.

Плоскобугристые торфяники являются самым распространенным ландшафтом Надым-Пурского междуречья: они занимают около 70 % поверхности водоразделов. Другие типы болот на территории междуречья представлены незначительно и в совокупности составляют не более 10—12 %. Крупнобугристые комплексы, характерные для подзоны северной тайги, занимают незначительные площади (3—5 %) и приурочены к дренированным участкам — поймам рек; низинные болота (2—3 %) встречаются в поймах средних и крупных рек, а также в днищах хасыреев; на террасах крупных рек обнаруживаются грядово-мочажинные комплексы (1—2 %); верховые и мезотрофные кустарничково-сфагновые с древесным ярусом болота (2—3 %) представлены в депрессиях рельефа залесенных террас крупных и средних рек; наконец, полигональные болота (0.5—1 %), являющиеся форпостом тундровой болотной растительности, приурочены к обнаженным глинистым и суглинистым поверхностям в днищах хасыреев и поймах рек. Высокая заболоченность водораздела Надым-Пурского междуречья не соответствует устоявшимся представлениям о слабой выраженности болотообразовательного процесса на севере Западно-Сибирской равнины.

Плоскобугристые торфяники, как правило, имеют незначительную торфяную залежь (0.5—1.5 м) смешанного типа, в редких случаях достигающую 3—5 м, сложенную главным образом низинными осоковыми, осоково-хвощевыми, осоково-гипновыми и гипновыми торфами (Пьявченко, 1955; Пьявченко, Федотов, 1967; Тырников, 1979; Усова, 1983), причем торфяные отложения придонного слоя топей по ботаническому составу близки к залежам бугров и имеют меньшую мощность. Это свидетельствует о вторичном происхождении топей, возникших после прекращения активного торфообразовательного процесса в оптимуме голоцена, когда тело торфяников развивалось как единое целое (Пьявченко, Федотов, 1967; Тыртиков, 1979; Новиков, Усова, 1983). В среднем низинные торфа составляют 45 % и располагаются в основании торфяной залежи; 39 % приходится на долю верховых торфов, залегающих в верхнем ее слое, и 16 % — на долю переходных, образующих прослойку между ними (Усова, 1983). Абсолютный возраст придонного слоя торфяной залежи бугров — от 5280 (±240) до 9320 (±120) лет, а топей и ложбин — от 2860 (±90) до 4750 (±110) лет. Процесс болотообразования начался 8—9 тыс. лет назад в пониженных элементах рельефа, т. е. несколько позднее, чем в южных районах Западной Сибири (Новиков, Усова, 1983).

Имеющиеся в литературе материалы сопряженного спорово-пыльцевого и ботанического анализа торфа позволяют восстановить этапы эволюции бугристых болот (Пьявченко, 1955; Новиков, Усова, 1983).

Накопление основных толщ торфа протекало в более теплый период послеледникового времени в условиях глубокого залегания вечной мерзлоты, когда рассматриваемая территория, вероятно, имела облик подзоны северной тайги. В этот период формировались преимущественно низинные осоково-гипновые с хвощем, сабельником и вахтой и гипново-сфагновые торфа. Наступление сухого холодного климата привело к появлению в торфяниках многолетней мерзлоты, при этом происходило криогенное пучение поверхности низинных болот. Существование двух фаз накопления многолетней мерзлоты подтверждается данными геоморфологов о двухъярусном строении толщи многолетнемерзлых пород (Земцов, 1976).

Очередное потепление климата в среднем голоцене, продолжающееся и в настоящее время, положило начало процессам деградации многолетней мерзлоты, образования межбугорных понижений и их заболачивания (Новиков, Усова, 1983).

В новейший период торфообразование на буграх полностью прекратилось. Вместе с тем в результате термокарстовых процессов и термоэрозии, которой, кроме того, способствует активное поднятие территории, появились многочисленные мочажины, озера, долины стока и хасыреи, где вновь активизировалось торфообразование. В настоящее время термокарст является ведущим геокриологическим процессом на территории Надым-Пурского междуречья.

Современная поверхность бугров торфяников имеет признаки сильной деградации: преобладание в напочвенном покрове лишайников и наличие пятен голого торфа (3—10 %). Кроме того, для плоскобугристых комплексов междуречья характерна высокая заозеренность — 20—40 %, достигающая в центре водораздела 80 %.

На долю бугров (0.5—1.5 м выс.) приходится 70—95 % свободной от озер поверхности (деятельный талый слой 20—60 см); мочажины занимают соответственно от 5 до 30 %. Мерзлота обнаруживается в них на глубине 50—200 см.

Поверхность бугров крупнокочковатая, составлена кочками 20—30 см выс., 0.5—2 м в диам. Растительность бугров очень однообразная. Напочвенный покров кустарничково-лишайниковый. Покрытие кустарничков составляет от 10 до 30 %. Среди них повсеместно преобладает багульник болотный *Ledum palustre* L. (от 10—30 до 60 %). Обычно в виде примеси (иногда значительной) присутствует *Betula rotundifolia* Spach (2—10 %). Прочие кустарнички встречаются в небольшом обилии, их суммарное покрытие не превышает 2—5 %: *Andromeda polifolia* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., *Empetrum nigrum* s. l., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. Характерными травянистыми элементами бугров являются *Rubus chamaemorus* L. (3—7 %), *Eriophorum vaginatum* L. (< 1 %), *Carex globularis* L. (< 1 %), *Drosera rotundifolia* L. (ед.). Лишайниками обычно занято 70—80 % поверхности. Как правило, преобладает *Cladina stellaris* (Opiz.) Brodo., в несколько меньшем, а иногда и в равном обилии встречается *C. rangiferina* (L.) Harm. Прочие лишайники не играют заметной роли в напочвенном покрове: *Cetraria islandica* (L.) Ach., *C. laevigata* Rassad., *C. delisei* (Bory) Th. Fr., *C. elenkinii* Krog, *C. nivalis* (L.) Ach., *C. cucculata* (Bellardi) Ach., *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal. Мхи встречаются отдельными латками и занимают не более 2—5 % площади. Среди них обычны *Polytrichum strictum* Sm., *Pleurosium schreberii* (Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedv.) De Not. (в трещинах торфа), *Dicranum elongatum* Schleich., *Sphagnum rubellum* Wils., *S. lenense* H. Lindb., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr.

Весьма необычным феноменом, ранее не отмечавшимся в литературе, является активное заселение поверхности плоских бугров Надым-Пурского междуречья кедровым подростом. Повсеместно в трещинах торфа наблюдаются проростки кедра 0.2—0.5 м выс. (плотность от 1 до 20 экз. на 100 м^2). Более того, подрост кедра является характернейшим элементом растительности развивающихся в поймах рек крупных бугров мерзлотного пучения — гидролакколитов (наличие кедрового подроста — один из основных признаков, позволяющих дешифрировать эти структуры на аэрофотоснимках).

Морфологический облик плоскобугристых торфяников определяется разнообразными по форме, степени обводненности, проточности и растительному покрову мочажинами (см. таблицу). Их размеры и форма варьируют от небольших округлых, замкнутых западин (0.5—1 м в диам.) до широких (30—40 м) проточных ложбин, тянущихся на десятки и сотни метров. По характеру мочажин нами вслед за С. М. Новиковым и Л. И. Усовой (1979) с незначительными дополнениями выделены следующие типы плоскобугристых торфяников: западинные, топяные, ложбинно-топяные, топяно-озерковые, озерковые, трещиноватые.

Мочажины связаны взаимными переходами и представляют собой своеобразный сукцессионный ряд. Да и развитие плоскобугристого комплекса в целом является непрерывной циклической сукцессией.

Первая стадия этого процесса — возникновение небольших (0.5—3 м) блюдцеобразных, округлой формы, замкнутых термокарстовых просадок, образующихся в период затяжных дождей. Они формируются, можно сказать, прямо на глазах. Мы имели возможность наблюдать это непосредственно после длительного дождя 5—8 июля 1990 г., когда около 5—7 % площади обследуемого торфяника покрылось подобными просадками. Бóльшая их часть со временем обсыхает, однако в некоторых поселяются сфагновые мхи (рис. 1, *1*).

Видовой состав, проективное покрытие, %, и некоторые экологические характеристики растительности мочажин плоскобугристых комплексов Надым-Пурского междуречья

Виды	Номера описаний																														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Andromeda polifolia	30	20	20	10	5	1	1	+																								
Rubus chamaemorus	5	7	3		2			+																								
Chamaedaphne calyculata	1	1		5	2																											
Oxycoccus microcarpus	+	+	2	2																		+										
O. palustris																2												2		1		
Ledum palustre		+																										1				
Betula rotundifolia																												+				
Eriophorum gracile												10														20						
E. polystachion						3				50			2	5	5				5	5	5					1	7		2		2	7
E. russeolum	1	4		1			2	3			30		10	7	10	3	2	3	7	1	3	15					2				7	5
E. scheuchzeri									5																							
E. vaginatum		20								1		10										+			3	+						
Carex acuta																											7		70		10	7
C. aquatilis																					3						25	25		15		50
C. brunnescens																																3
C. limosa															20	15	5	10	20	25	70	20	3		10	40		3				
C. rostrata																											5	7			10	
C. rotundata	10	6	15	25	7	75	30	55					3	2	2	5	5	1	2								2	1			2	2
Drosera anglica	+												+	+	+			+	+						+	+						
D. rotundifolia	1		+																													
Baeothryon caespitosum	1						20																		+	+						
Menyanthes trifoliata																							10		3	1	1	2	3	+		
Rhynchospora alba																												1			2	5
Comarum palustre																														10		
Equisetum palustre																														3		
Sagittaria natans																											2					
Sphagnum balticum	5		100	100	10		100	90	100			100				90									15							
S. compactum													5													40						
S. flexuosum										15																						
S. lindbergii	90	35				35								40	40		100		40	100		40	60		50	35			5			60
S. majus																								+								
S. nemoreum					70																											
S. riparium																												80	60	100		
S. squarrosum											40																				20	20
Drepanocladus exannulatus		10									30		10					30					15				20	10	5			
D. fluitans					10			10		5					10																	
Cladopodiella fluitans													30	10																		
Трофность	Олиготрофные								Мезотрофные																		Евтрофные					
Проточность	Непроточные и слабопроточные																										Сильнопроточные					

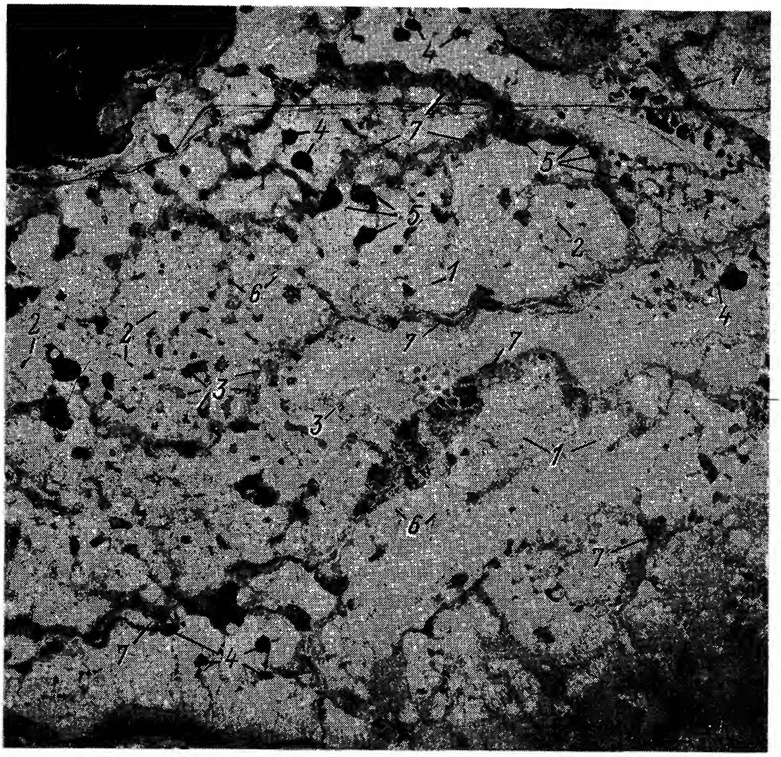


Рис. 1. Плоскобугристый комплекс.

1 — небольшие округлые кустарничково-осоково-сфагновые просадки (начальная стадия термокарста); *2* — пушицево-сфагновые просадки в трещинах торфа; *3* — комплексные концентрически-полосчатые западины; *4* — молодые термокарстовые озера; *5* — озерки, перехватываемые водотоками; *6* — слабопроточные пушицево-сфагновые и пушицево-осоково-сфагновые мочажины; *7* — ложбины сильнепроточных водотоков.

Растительный покров кустарничково-сфагновый или кустарничково-осоково-сфагновый. Проективное покрытие кустарничков невелико — 5—10 %. Среди них преобладает подбел, ему сопутствуют кассандра, клюква мелкоплодная. В травяном ярусе типичны морошка *Rubus chamaemorus* L. (2—5 %), осока кругловатая *Carex rotundata* Wahlenb. (от 2 до 20 %), росянка круглолистная *Drosera rotundifolia* L. и пушицы (*Eriophorum vaginatum*, *E. russeolum* Fries, *E. polystachion* L.) в небольшом обилии. Сфагновые мхи занимают 80—100 % поверхности. Доминирует *Sphagnum balticum* Russ., иногда с примесью *S. lindbergii* Schimp. На аэрофотоснимках такие торфяники имеют характерную «ноздреватую» поверхность: она как бы изъедена многочисленными мелкими мочажинами округлой формы.

Основой для формирования некоторых термокарстовых просадок являются трещины торфа, пересыхающего в бездождье. В трещинах застаивается влага, и некоторые из них увеличиваются в размерах, особенно при морозобойном растрескивании в результате быстрого замерзания влаги. В этом случае просадки имеют вытянутую форму и развиваются настолько быстро, что сфагновые мхи не успевают поселяться. В таких просадках обычно наблюдается жидкий переувлажненный торф, иногда с открытым зеркалом воды. Раньше всех этот голый торфяной субстрат осваивают пушицы: *Eriophorum vaginatum* поселяется на более сухих бортах просадки и на возвышающихся над водой торфяных кочках, а *E. polystachion* — на обводненных участках (рис. 1, *2*).

Если подобные просадки со временем затягиваются сфагновыми мхами, то формируются пушицево-сфагновые и пушицево-осоково-сфагновые (нередко с примесью гипновых мхов) слабопроточные мочажины (рис. 1, *6*), в растительном покрове которых обычны *E. russeolum*, *E. gracile*, *E. scheuchzeri*, *Carex limosa* L., *C. rotundata*, *Sphagnum lindbergii*, *S. balticum*, *S. compactum*, *Drepanocladus exannulatus* (B. S. G.) Warnst., *D. fluitans* (Hedw.) Warnst.

Линейные просадки являются основой для формирования ложбин сильнопроточных водотоков (рис. 1, *7*) с пушицево-осоково-сфагновой и осоково-сфагновой евтрофной растительностью (*Carex aquatilis* Wahlenb., *C. acuta* L., *C. rostrata* Stokes, *C. canescens* L., *Eriophorum polystachion*, *E. russeolum*, *Menyanthes trifoliata* L., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Sphagnum riparium* Aongstr., *S. squarrosum* Crome, *Drepanocladus exannulatus*, *D. fluitans*, *Cladopodiella fluitans*). Ложбины и водотоки представляют собой единую систему сброса надмерзлотных и мерзлотных вод с торфяников.

Молодые термокарстовые просадки независимо от их происхождения начинают работать как водосборные воронки, перехватывая не только дождевые воды, стекающие с бугров (подстилающая мерзлота является водоупором), но и мерзлотные. Мерзлый торф бугров оттаивает постепенно в течение всего лета, и образующаяся в результате таяния мерзлоты влага сбрасывается в мочажины. Поэтому площадь просадок увеличивается даже в бездождный период.

В зависимости от положения в рельефе одни просадки перехватываются водотоками и входят в их состав, приобретая ложбинообразную форму, другие продолжают работать как водосборные воронки, при этом их площадь расширяется. На этой стадии мочажины имеют характерный рисунок, представленный четко выраженными концентрическими полосами растительности (рис. 1, *3*).

На наиболее обводненных участках с открытым зеркалом воды поселяется *Menyanthes trifoliata* (2—7 %), нередко поверхность воды покрывается сплавиной *Drepanocladus exannullatus* или *D. fluitans*. Следующую полосу составляет рыхлая переувлажненная дерновина *Sphagnum lindbergii* (90 %) с пушицами и осоками — *Carex limosa* (5—7), *Eriophorum russeolum* (1—2 %). И наконец, менее обводненная полоса подбелово-осоково-сфагновая характерна для описанных ранее молодых просадок.

Однако сукцессия на этом не прекращается. Если просадка не перехватывается водотоком, то, постепенно увеличиваясь в размерах, превращается в небольшое термокарстовое озеро, как правило, округлой формы (рис. 1, *4*; 2, *1*).

Площадь озер, являющихся водосборниками, постоянно увеличивается. Вместе с тем их торфяные борта регулярно размываются в результате береговой абразии и солифлюкции. Под воздействием сильных ветров северного направления обильный торфяной материал сносится к южному подветренному берегу. Озера с одного края начинают мелеть и зарастать. По обмелевшей береговой кромке формируются мочажинные осоково-сфагновые, очеретниково-осоково-пушицево-сфагновые и осоково-пушицево-сфагновые сплавины, в составе которых обычны *Salix lapponum* L., *Carex aquatilis*, *C. limosa*, *C. rotundata*, *Eriophorum polystachion*, *E. russeolum*, *Rhynchospora alba*, *Galium uliginosum* L., *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum lindbergii*, *S. obtusum*, *S. fimbriatum*, *S. squarrosum*, *Polytrichum gracile* (рис. 2, *3*).

Сплавины могут формироваться и в проточных озерах, в местах выхода рек и ручьев, куда торф сносится подводными течениями. В этом случае сплавины не имеют четкой ориентации и могут возникнуть в любой части озера.

Озера в большом обилии «рассеяны» по поверхности торфяников и нередко оказываются в тесном соседстве. Водотоки, ведущие к разным озерам, перекрываются, и если озера занимают разное положение в рельефе, то озеро, расположенное на более низких отметках, перехватывает водосбор озера, расположенного выше. В конце концов и само верхнее озеро сбрасывает свои воды в нижнее, превращаясь в спущенное озеро — хасырей. Характерно, что озера, связанные

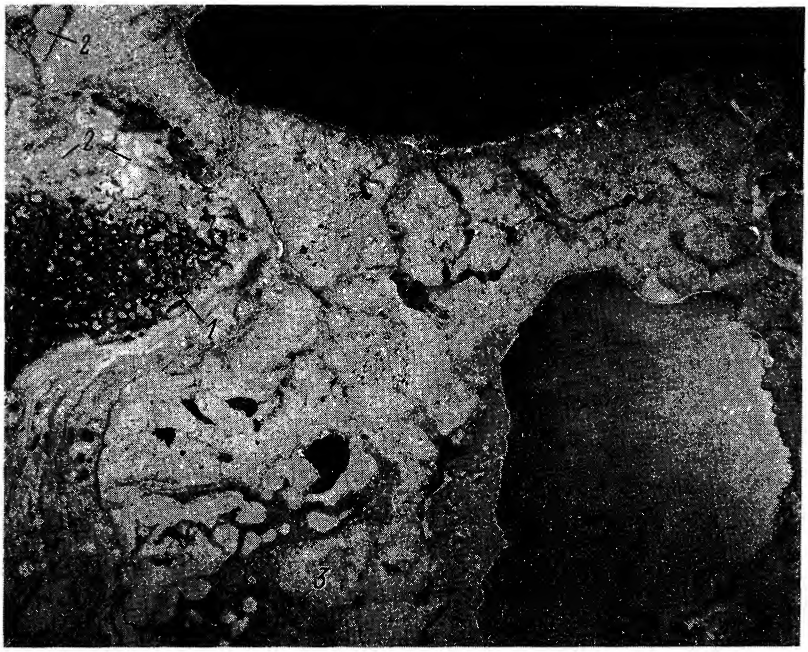


Рис. 2. Плоскобугристый комплекс.

1 — непроточные озера; *2* — проточные озера; *3* — пушицево-осоково-сфагновые сплавины.

водотоками, обычно имеют неправильную, криволинейно-симметричную форму (рис. 2, *2*).

Итак, мы рассмотрели два крупных этапа циклической сукцессии плоскобугристого комплекса: на первом этапе плоский бугор через серию мочажин разной обводненности превращается в термокарстовое озеро, а озеро в свою очередь неизбежно превращается в хасырей.

Обнажившееся песчаное или торфяное дно озерной котловины с остатками воды заболачивается и превращается в пушицево-осоково-сфагновую евтрофную топь (*Carex aquatilis*, *C. rostrata*, *Eriophorum polystachion*, *E. russeolum*, *Rhynchospora alba*, *Sphagnum squarrosum*). Начинается повторное мерзлотное пучение низинного болота, приводящее к формированию мелкобугристого микрорельефа с небольшими (2—5 м) куполообразными буграми правильной округлой или овальной формы (рис. 3, *1*).

На мелких буграх чаще всего поселяются типичные для плоскобугристого комплекса лишайники и кустарнички. В результате продолжающегося мерзлотного пучения разрозненные мелкие бугры сливаются в единую систему и постепенно превращаются (в зависимости от мощности торфяной залежи) либо в типичный плоскобугристый комплекс (рис. 3, *2*), либо в кустарничково-лишайниковую тундру сходного облика. Но даже и на этой стадии на аэрофотоснимках еще просматриваются борта спущенной озерной котловины. Так замыкается этот длительный сукцессионный цикл.

Если днище хасырея сложено тяжелыми грунтами, что бывает достаточно редко, то наблюдается морозобойное растрескивание, приводящее к формированию полигонального микрорельефа с отдельностями правильной многоугольной формы (рис. 3, *3*). Полигональные хасыреи составляют не более 1 % от их общего числа.

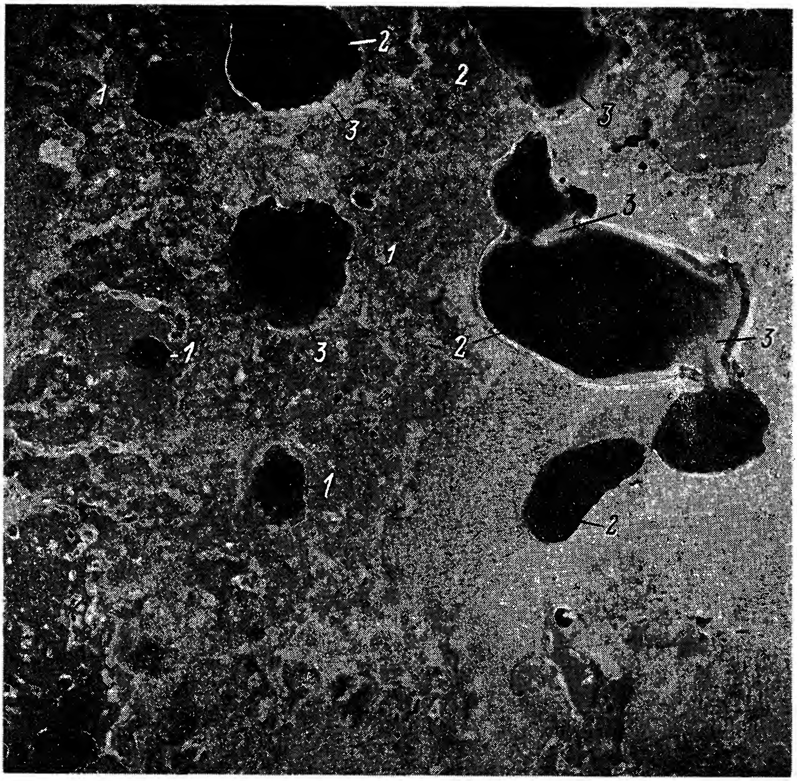


Рис. 3. Плоскобугристый комплекс.

1 — мелкобугристый хасырей; *2* — формирование плоскобугристого рельефа; *3* — полигональный хасырей.

Приведем описание одного из вариантов полигональных хасыреев.

Микрорельеф состоит из бугров правильной 4-гранной формы (4 × 6 м, 0.3—0.4 м выс.) и окружающих их обводненных осоково-пушицевых ложбин. Небольшая (5—7 см) торфяная прослойка на буграх подстилается сизым глеем. Растительность бугров кустарничково-лишайниковая. Единично встречается подрост кедра.

Andromeda polifolia — 10—15 %, *Ledum palustre* — 3—5, *Betula rotundifolia* — 3—5, *Chamaedaphne calyculata* — 1, *Oxycoccus microcarpus* — 1 %, *Salix myrtilloides* — ед., *Heleocharis acicularis* — 0.5 %.

Лишайниками покрыто от 30 до 90 % поверхности бугров: *Cladina stellaris* — 60 %, *C. rangiferina* — *20—30*, *Cetraria nivalis* — *3—5*, *C. islandica* — *3—5* %.

Мхи встречаются отдельными латками преимущественно по склонам полигонов: *Sphagnum balticum* — *3—5* %.

Ложбины сильно обводненные осоково-пушицевые: *Eryophorum angustifolium* — 35—40 %, *E. latifolium* — 3—*5*, *Carex aquatilis* — 3—7, *Sphagnum lindbergii* — 1—2 %.

Как видно из описания, растительность полигонов имеет большое сходство с растительностью плоскобугристого комплекса.

Таким образом, в настоящее время ландшафт плоскобугристого комплекса стабилизировался. Наблюдается своеобразная «пульсация» поверхности, обусловленная взаимными переходами элементов ландшафта. Общую стратегию этой циклической сукцессии можно выразить в виде следующей схемы: торфяной бугор превращается в термокарстовое озеро; озеро «стремится» стать хасыреем; хасырей вновь становится плоским бугром. Однако в этом процессе прослеживается тенденция ко все большему выравниванию поверхности плоскобугристого комплекса и постепенному его превращению в кустарничково-лишайниковую тундру в результате прогрессирующей минерализации торфяной залежи.

Возможно, подтверждением предложенной нами модели динамики поверхности ландшафта плоскобугристого комплекса являются отмеченные Л. И. Усовой (1983) прослойки верхового торфа, иногда повторяющиеся в залежи несколько раз.

Интересной задачей является определение связи между морфологическим обликом ландшафта плоскобугристого комплекса и его физико-географическим содержанием (характером растительности, почвенного покрова, поверхностных вод, выраженностью криогенных процессов), тем более что этот комплекс с его четко выраженной мозаичностью, определяемой экзогенными факторами (главным образом криогенными процессами), — удобный модельный объект для анализа геометрических свойств ландшафтного рисунка, расшифровка которых особенно актуальна в связи с широким распространением дистанционных методов изучения и оценки территории (Викторов, 1986; Базанов, 1988).

Новые возможности традиционного морфологического направления анализа ландшафтов открываются при использовании теории симметрии (Солнцев, 1981; Степанов, 1986; Кирпотин, 1987, 1994). Теория симметрии имеет большой методологический смысл, так как позволяет оценивать взаимодействие среды и объекта, увязывать симметрию среды с симметрией формирующегося в ней объекта (в нашем случае объектами являются структурные части ландшафта плоскобугристого комплекса).

Согласно теории симметрии, форма развивается по своим внутренним законам. Другими словами, среда имеет свой тип симметрии, а объект, формирующийся в этой среде, — свой. Если симметрия среды (которая может проявляться в форме поточности) и собственная симметрия объекта не совпадают и при этом среда воздействует на объект достаточно интенсивно, то в строении объекта появляются деформации — дисимметрия. В теории симметрии это утверждение известно как основополагающий принцип Кюри (Шафрановский, 1985). По характеру дисимметрии можно судить о симметрии среды, специфике ее воздействия на объект, направлении и даже интенсивности поточности. В рамках этой концепции морфологические признаки любого объекта при соответствующей интерпретации будут обладать большой прогностической ценностью. Именно возможность оценки интенсивности природных потоков на основании морфологических признаков исследуемых объектов обусловливает привлекательность данного метода и его возможную прикладную значимость в перспективе.

Дисимметрия хорошо выявляется на ландшафтном уровне при анализе поверхности плоскобугристых торфяников Надым-Пурского междуречья. В целом для водораздела междуречья характерны почти правильные, радиально-симметричные формы ландшафтов. Например, молодые озера, торфяники, хасыреи, участки полигональной тундры нередко имеют геометрически правильную форму, в чем нетрудно убедиться, если посмотреть аэрофотоснимки этой территории (рис. 1—3).

Правильная форма многих контуров обусловлена сильно выраженными криогенными процессами, широко развитыми на территории междуречья. В основном это мерзлотное пучение и процессы термокарста, протекающие более активно и, можно сказать, преобладающие.

Вместе с тем результатом активных термокарстовых процессов, происходящих на фоне общего поднятия территории, является сильно выраженная ее гидрологическая активность, формирование многочисленных водотоков — проточных мочажин торфяников, ручьев, рек. Эти водные латеральные потоки сильно искажают правильные формы поверхности ландшафтов. Для иллюстрации достаточно сравнить формы контуров проточных и непроточных озер (рис. 2, *1*, *2*).

Еще одним латеральным потоком, нарушающим правильную форму контуров термокарстовых озер, являются преобладающие ветры северного направления: озера мелеют и зарастают с южной подветренной стороны (рис. 2, *3*).

Таким образом, геометрически правильную форму на территории междуречья имеют лишь новообразования: молодые термокарстовые озера; активно нарастающие в поймах малых рек торфяные бугры мерзлотного пучения — гидролакколиты; полигональные структуры в днищах хасыреев (спущенных озер). В строении же зрелых структур (остановившихся в росте озер, гидролакколитов и пр.), испытывающих длительное воздействие разнообразных латеральных потоков, наблюдаются хорошо выраженные черты дисимметрии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базанов В. А. Структура болот Кетско-Чулымского междуречья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1988. 16 с.

Викторов А. С. Рисунок ландшафта. М., 1986. 179 с.

Галкина Е. А. Болотные ландшафты Карелии // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск, 1959. С. 3—18.

Геокриология СССР. Западная Сибирь / Под ред. Э. Д. Ершова. М., 1989. 454 с.

Говорухин В. Г. Редколесья на полярном пределе лесов Малого Ямала и в Приобской лесотундре // Землеведение. Сб. МОИП. Отд. биол. Сер. IV. 1956. С. 214—228.

Гринь Ф. А. Растительность Хенской лесотундры // Укр. бот. журн. 1940. Т. 1. № 1. С. 12—74.

Земцов А. А. Геоморфология Западно-Сибирской равнины (северная и центральная части). Томск, 1976. 344 с.

Кирпотин С. Н. Геометрические аспекты изучения пространственной структуры лесного биогеоценоза. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 9003-В87. 27 с.

Кирпотин С. Н. Геометрические аспекты изучения пространственной структуры растительного покрова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1994. 16 с.

Новиков С. М., Усова Л. И. О природе и классификации бугристых болот // Вопросы гидрологии болот. Л., 1979. С. 3—13.

Новиков С. М., Усова Л. И. Генезис бугристых болот Западной Сибири // Вопросы гидрологии болот. Л., 1983. С. 11—16.

Пьявченко Н. И. Бугристые торфяники. М., 1955. 279 с.

Пьявченко Н. И. К изучению болот Красноярского края // Заболоченные леса и болота Сибири. М., 1963. С. 5—32.

Пьявченко Н. И., Федотов С. С. Природа лесотундры Таз-Енисейского междуречья // Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., 1967. С. 157—163.

Солнцев В. Н. Системная организация ландшафтов. М., 1981. 239 с.

Степанов И. Н. Формы в мире почв. М., 1986. 192 с.

Тодосейчук И. В. Типы торфяников и болот левобережья реки Надым — комплексные индикаторы инженерно-геокриологических условий // Тр. ВСЕГИНГЕО. 1973. Вып. 62. С. 108—114.

Тыртиков А. П. Динамика растительности и развитие некоторых мерзлотных форм рельефа в лесотундре // Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., 1967. С. 194—202.

Тыртиков А. П. Динамика растительного покрова и развитие мерзлотных форм рельефа. М., 1979. 116 с.

Усова Л. И. Бугристые болота северной тайги Западно-Сибирской равнины // Вопросы гидрологии болот. Л., 1983. С. 3—11.

Шафрановский И. И. Симметрия в природе. Л., 1985. 168 с.

Томский государственный университет

Получено 27 X 1994

SUMMARY

The poorly studied plant cover structure and modern dynamics of landscape surface of plane palsa mire complexes in Nadym-Pur watershed of West-Siberia plane is considered. The apparatus of symmetry theory is proposed to use in the analysis of landscape design of geometrical characteristics.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.2
© 1995

А. Г. Десницкий

О СКОРОСТИ КЛЕТОЧНЫХ ДЕЛЕНИЙ В ХОДЕ БЕСПОЛОГО РАЗВИТИЯ У *VOLVOX GLOBATOR* И *V. SPERMATOSPHAERA* (*CHLOROPHYTA, VOLVOCALES*)

A. G. DESNITSKI. ON THE RATE OF CELL DIVISIONS DURING ASEXUAL DEVELOPMENT IN *VOLVOX GLOBATOR* AND *V. SPERMATOSPHAERA* (*CHLOROPHYTA, VOLVOCALES*)

Установлено, что в ходе бесполого развития *Volvox globator* гонидии делятся медленно (интервал между 2 последовательными делениями занимает около 3 ч) и для протекания серии делений необходим свет. Напротив, у *V. spermatosphaera* гонидии делятся быстро (интервал между 2 делениями занимает около 1 ч) и этот процесс непосредственно от света не зависит. Обобщены все известные данные по скорости деления видов *Volvox*.

В пределах рода *Volvox* (L.) Ehr. обычно выделяются 2 основных типа бесполого развития (см. обзоры: Starr, 1970a; Десницкий, 1991; Desnitski, 1992). С одной стороны, у всех 7 представителей секции *Merrillosphaera* (Shaw) Printz, а также у *V. pocockiae* Starr (одного из 2 видов секции *Janetosphaera* (Shaw) Printz) гонидии в результате длительного периода светозависимого роста достигают крупных размеров (более 30 мкм в диам.), после чего происходит серия последовательных делений без клеточного роста. С другой стороны, у *V. aureus* Ehr. (секция *Janetosphaera*), *V. dissipatrix* (Shaw) Printz (единственного вида секции *Copelandosphaera* (Shaw) Printz) и у всех 8 видов секции *Euvolvox* Printz гонидии вырастают до относительно небольших размеров (20—25 мкм у *V. aureus*, 18 мкм у *V. dissipatrix* и 15 мкм у видов секции *Euvolvox*) и в интервалах между последовательными делениями растут. Скорость протекания серии делений в гонидиях и роль света в этом процессе известны далеко не для всех видов вольвокса. В настоящей работе изучены особенности развития *V. globator* (L.) Ehr. (секция *Euvolvox*) и *V. spermatosphaera* Powers (секция *Merrillosphaera*).

Материал и методика

Эксперименты были выполнены в лаборатории проф. D. L. Kirk (Вашингтонский университет в Сент-Луисе, США). В работе использованы *V. globator* (линия UTEX LB 955) и *V. spermatosphaera* (линия UTEX LB 2273), полученные из коллекции культур водорослей Техасского университета в Остине (Starr, Zeikus, 1987). Культуры поддерживали на стандартной питательной среде (Starr, 1969) при 24 °С и суточном режиме 16 ч свет (освещенность около 10 000 лк) : 8 ч темнота.

Для каждого опыта отбирали стеклянной микропипеткой под микроскопом по 3—5 ценобиев с 2—16-клеточными гонидиями. Затем ценобии помещали в пробирки со свежей питательной средой на 12—16 ч в темноту либо на тот же срок на свет; затем снова проверяли под микроскопом, до каких стадий дошло развитие. Число прошедших в течение опыта клеточных делений определяли по формуле

$$n = \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{\ln 2},$$

где N_1 и N_2 — суммарное число клеток в гонидиях соответственно в начале и в конце эксперимента.

Результаты и обсуждение

С целью определения скорости делений у *V. globator* были использованы 4 ценобия с 4—16-клеточными гонидиями: 4-клеточных стадий — 11, 8-клеточных — 11, 16-клеточных — 2. После 16 ч пребывания на свету материал достиг стадий 64—512 клеток: 64-клеточных — 3, 128-клеточных — 5, 256—512-клеточных — 16. Не всегда можно было с уверенностью различить стадии 256 и 512 клеток, поэтому точно рассчитать число делений было в данном случае затруднительно. Согласно приблизительной оценке, в течение 16 ч происходило в среднем около 5 делений и интервал между 2 последовательными делениями составлял около 3 ч.

В другом опыте, поставленном на *V. globator*, 4 ценобия с 4—16-клеточными гонидиями (4-клеточных — 1, 8-клеточных — 16, 16-клеточных — 13) помещали на 16 ч в темноту. К концу опыта материал достигал лишь стадий 8—64 клеток (8-клеточных — 4, 16-клеточных — 12, 32-клеточных — 9, 64-клеточных — 5). Таким образом, для протекания серии делений у *V. globator* необходим свет: в темноте за 16 ч происходило в среднем 1.29 деления (бóльшая часть клеток делилась только 1 раз, некоторые — 2).

С целью определения скорости делений у *V. spermatosphaera* были использованы 5 ценобиев с 2—16-клеточными гонидиями (2-клеточных — 15, 4-клеточных — 21, 8-клеточных — 18, 16-клеточных — 8). После 12 ч пребывания на свету материал достиг стадии постинверсии (молодые ценобии, завершившие серию из 10—11 делений, вывернувшиеся наизнанку и состоящие из 1—2 тыс. клеток). Таким образом, согласно приближенной оценке, интервал между 2 последовательными делениями занимает около 1 ч. В другом опыте 3 ценобия с 44 гонидиями на 2—16-клеточных стадиях помещали на 12 ч в темноту. В течение этого срока материал также завершал всю серию делений и инверсию. Следовательно, для протекания серии делений у *V. spermatosphaera* света не требуется.

Все полученные к настоящему времени данные по скорости деления видов вольвокса представлены в таблице.

Наиболее полно исследованы секции *Merrillosphaera* и *Janetosphaera*. Короткий интервал между 2 последовательными делениями (1 ч или немного меньше) характерен для *V. carteri* f. *nagariensis*, *V. gigas*, *V. obversus*, *V. powersii*, *V. spermatosphaera* (все из секции *Merrillosphaera*), а также для *V. pocockiae* (секция *Janetosphaera*). В таблице не приведены данные по *V. africanus* West, поскольку нет специальных публикаций, посвященных этому вопросу. Однако R. Starr (1970a) в обзорной статье упоминает *V. africanus* в числе видов, характеризующихся быстрым темпом делений. Таким образом, *V. tertius* остается единственным членом секции *Merrillosphaera* (и всего рода *Volvox*), для которого, несмотря на крупный размер зрелых репродуктивных клеток, делящихся без роста, характерен медленный темп делений.

Среди значительного числа представителей рода *Volvox*, для которых характерны зрелые гонидии относительно небольшого размера, скорость деления изучена лишь у 3 видов. Интервал между 2 последовательными делениями занимает 2 ч или более (см. таблицу). Таким образом, есть основания думать, что протекание серии медленных и коррелирующих с наличием клеточного роста

Скорость клеточных делений у видов *Volvox*

Названия таксонов	Интервал между 2 последовательными делениями, мин (в скобках — температура проведения опыта, °С)	Источник
Секция *Merrillosphaera*		
V. carteri f. *nagariensis* Iyengar	50—60 (22—24)	Starr, 1969; Десницкий, 1984
V. gigas Pocock	30—40 (20—23)	Vande Berg, Starr, 1971
V. obversus (Shaw) Printz	50—60 (20—23)	Karn et al., 1974
V. powersii (Shaw) Printz	Около 40 (20—23)	Vande Berg, Starr, 1971
V. spermatosphaera Powers	Около 60 (24)	Настоящее сообщение
V. tertius Meyer	Около 180 (22—24)	Десницкий, 1984
Секция *Janetosphaera*		
V. aureus Ehr.	Около 240 (22—24)	Tucker, Darden, 1972; Десницкий, 1984
V. pocockiae Starr	Около 60 (22)	Starr, 1970b
Секция *Euvolvox*		
V. capensis Rich et Pocock	Около 120 (27)	Starr et al., 1980
V. globator (L.) Ehr.	Около 180 (24)	Настоящее сообщение

делений характерно не только для *V. aureus*, *V. capensis* и *V. globator*, но также и для других малоизученных видов вольвокса со зрелыми гонидиями небольшого размера (*V. dissipatrix* и нескольких видов секции *Euvolvox*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Десницкий А. Г. Некоторые особенности регуляции клеточных делений у вольвокса // Цитология. 1984. Т. 26. № 3. С. 269—274.

Десницкий А. Г. Механизмы и эволюционные аспекты онтогенеза рода *Volvox* (*Chlorophyta*, *Volvocales*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 658—668.

Desnitski A. G. Cellular mechanisms of the evolution of ontogenesis in *Volvox* // Arch. Protistenk. 1992. Bd 141. H. 3. S. 171—178.

Karn R. C., Starr R. C., Hudock G. A. Sexual and asexual differentiation in *Volvox obversus* (Shaw) Printz, strains WD 3 and WD 7 // Arch. Protistenk. 1974. Bd 116. H. 1-2. S. 142—148.

Starr R. C. Structure, reproduction and differentiation in *Volvox carteri* f. *nagariensis* Iyengar, strains HK 9 and 10 // Arch. Protistenk. 1969. Bd 111. H. 3-4. S. 204—222.

Starr R. C. Control of differentiation in *Volvox* // Dev. Biol. 1970a. Suppl. 4. P. 59—100.

Starr R. C. *Volvox pocockiae*, a new species with dwarf males // J. Phycol. 1970b. Vol. 6. N 3. P. 234—239.

Starr R. C., O'Neil R. M., Miller C. E. L-glutamic acid as a mediator of sexual morphogenesis in *Volvox capensis* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1980. Vol. 77. N 2. P. 1025—1028.

Starr R. C., Zeikus J. A. UTEX — the culture collection of algae at the University of Texas at Austin // J. Phycol. 1987. Vol. 23. Suppl. to Sept. 1987. P. 1—47.

Tucker R. G., Darden W. H., Jr. Nucleic acid synthesis during the vegetative life cycle of *Volvox aureus* M 5 // Arch. Mikrobiol. 1972. Bd 84. H. 1. S. 87—94.

Vande Berg W. J., Starr R. C. Structure, reproduction and differentiation of *Volvox gigas* and *Volvox powersii* // Arch. Protistenk. 1971. Bd 113. H. 3. S. 195—219.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 22 XII 1994

SUMMARY

During asexual development of *Volvox globator* (L.) Ehr., gonidia divide slowly (an interval between two consecutive divisions is about 3 h) and light is necessary for the series of divisions to proceed. In contrast, in *V. spermatosphaera* Powers, the gonidia divide rapidly (the interval between two divisions is about 1 h) and this process is independent of light. The results of the present work are compared with our own and literary data on other *Volvox* species that were obtained earlier.

УДК 582.26 (476) © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

А. А. Свирид

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (*BACILLARIOPHYTA*) ДИСТРОФНОГО ОЗЕРА ПОСТРЕЖСКОГО (БЕРЕЗИНСКИЙ БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК)

A. A. SVIRID. DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*) OF THE POSTREZHSKOYE DYSTROPHIC LAKE (BEREZINSKY BIOSPHERE RESERVE)

Приведены систематический и экологический анализы видового состава диатомовых оз. Пострежского. Представлены результаты изучения диатомовых планктона, обрастаний и наилка.

Оз. Пострежское расположено в Березинском биосферном заповеднике (ББЗ) в пределах зоны абсолютной заповедности и окружено верховым осоково-сфагновым болотом. Озеро имеет небольшую площадь (0.06 км^2), оно бессточное, мелководное (максимальная глубина 2.5 м). Его котловина остаточного типа, блюдцеобразная, с плоским ложем. Береговая линия плавная, берега сплавинные, сложены торфом. Прозрачность воды по диску Секки составляет 0.40—0.70 м, цветность высокая. Активная реакция среды — кислая (pH = 5.5—6.5). Водная масса нестратифицированная, слабо минерализованная. В ионном составе преобладают ионы Ca^{2+} = 4.8 мг/л, HCO^- = 6.1, $P_{\text{вал.}}$ = 0.054, Mg^{2+} = 1.46, K^+ = 0.15, Na^+ = 2.4, Cl^-= 1.8, SO_4^{2-} = 1.4 мг/л. Сумма всех ионов 16 мг/л. Высшие водные растения представлены отдельными экземплярами камыша озерного, тростника австралийского, кубышки желтой, различными видами осоки. Озеро дистрофного типа, с низким содержанием минеральных и питательных веществ и низкой прозрачностью, не способствующей обильному развитию альгофлоры.

На протяжении 1989—1990 гг. нами впервые изучались диатомовые водоросли планктона, обрастаний и наилка этого озера. Одновременно измерялись прозрачность, pH, температура поверхностного и придонного слоев воды. Анализ воды на химический состав выполнен З. К. Карташевич в Научно-исследовательской лаборатории озероведения Белорусского государственного университета. Строение ложа озера изучалось совместно с В. М. Натаровым (ББЗ). Отбор и обработку проб проводили по общепринятой методике (Диатомовые..., 1974). При характеристике диатомовой флоры использованы показатели частоты встречаемости видов (процентное отношение проб, в которых вид встречен, к общему числу проб) (Василевич, 1969; Вайнштейн, 1976) и относительной численности (процентное содержание створок каждого вида из 500 подряд подсчитанных в средней части препарата) (Давыдова, 1985) (делали пересчет на число клеток). При количественной характеристике комплекса использована шкала Н. Н. Давыдовой (1985).

В оз. Пострежском обнаружено 96 видов диатомовых водорослей. Они принадлежат к 2 классам, 4 порядкам, 14 семействам, 24 родам (табл. 1), согласно классификации диатомовых водорослей, приведенной в руководстве «Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные» (1988, 1992). Наибольшим родовым разнообразием характеризуется сем. *Naviculaceae* (6 родов), а видовым — род *Eunotia*, включающий в себя 19 видов (25 таксонов), что составляет 20 % от числа всех обнаруженных видов.

Встреченные диатомовые входят в состав двух основных сообществ — планктона и бентоса. Планктонные диатомовые составляют 16.3 % (17 видов) от общего числа водорослей и относятся к родам *Aulacosira* (3 вида), *Cyclotella* (6), *Stephanodiscus* (4), *Tabellaria* (1), *Fragilaria* (2), *Synedra* (1), *Asterionella* (1 вид). Из них только 5 видов — *Aulacosira granulata* (Ehr.) Simonsen f. *granulata* (встре-

ТАБЛИЦА 1

Систематический состав диатомовых водорослей оз. Пострежского

Таксоны	Число таксонов		
	родов	видов	% во флоре
КЛАСС *CENTROPHYCEAE*	3	13	13.5
Пор. *Thalassiosirales*	2	10	10.4
Сем. *Stephanodiscaceae* Makar.	2	10	10.4
Роды			
Cyclotella (Kütz.) Bréb.		6	6.3
Stephanodiscus Ehr.		4	4.1
Пор. *Aulacosirales*	1	3	3.1
Сем. *Aulacosiraceae* Moiss.	1	3	3.1
Род *Aulacosira* Thw.		3	3.1
КЛАСС *PENNATOPHYCEAE*	21	83	86.5
Пор. *Araphales*	5	13	13.5
Сем. *Fragilariaceae* (Kütz.) D.T.	3	10	10.4
Роды			
Fragilaria Lyngb.		5	5.2
Synedra Ehr.		4	4.1
Asterionella Hass.		1	1.04
Сем. *Diatomaceae* Dumort.	1	1	1.04
Род *Meridion* Ag.		1	1.04
Сем. *Tabellariaceae* Schütt.	1	2	2.08
Род *Tabellaria* Ehr.		2	2.08
Пор. *Raphales*	16	70	72.9
Сем. *Naviculaceae* Kütz.	6	19	19.8
Роды			
Navicula Bory		7	7.3
Anomoeoneis Pfitz.		1	1.04
Stauroneis Ehr.		2	2.08
Pinnularia Ehr.		7	7.3
Neidium Pfitz.		1	1.04
Frustulia Rabh.		1	1.04
Сем. *Achnanthaceae* Kütz.	2	9	9.3
Роды			
Cocconeis Ehr.		1	1.04
Achnanthes Bory		8	8.3
Сем. *Eunotiaceae* Kütz.	1	19	19.8
Род *Eunotia* Ehr.		19	19.8
Сем. *Cymbellaceae* (Kütz.) Grun.	1	6	6.25
Род *Cymbella* Ag.		6	6.25
Сем. *Gomphonemataceae* (Kütz.) Grun.	1	6	6.25
Род *Gomphonema* Ehr.		6	6.25
Сем. *Epithemiaceae* Grun.	1	2	2.08
Род *Epithemia* Bréb.		2	2.08
Сем. *Rhopalodiaceae* Topatsch.	1	1	1.04
Род *Rhopalodia* O. Müll.		1	1.04
Сем. *Nitzschiaceae* Grun.	2	6	6.25
Роды			
Nitzschia Hass.		5	5.2
Hantzschia Grun.		1	1.04
Сем. *Surillelaceae*	1	2	2.08
Род *Stenopterobia* Bréb.		2	2.08
Всего	24	96	100

чаемость 93 %) (табл. I, *3*), *A. subarctica* (O. Müll.) Haworth (95 %) (табл. I, *1*, *2*), *A. ambigua* (Grun.) Simonsen (51 %), *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. (95 %) (табл. I, *4*), *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm. (11.6 %) — достигают больших значений относительной численности (>10 %). Донные диатомовые представлены 28 видами (25.4 %). Из них постоянным компонентом флоры (частота встречаемости >40 %) являются лишь *Neidium bisulcatum* (Lagerst.) Cl.

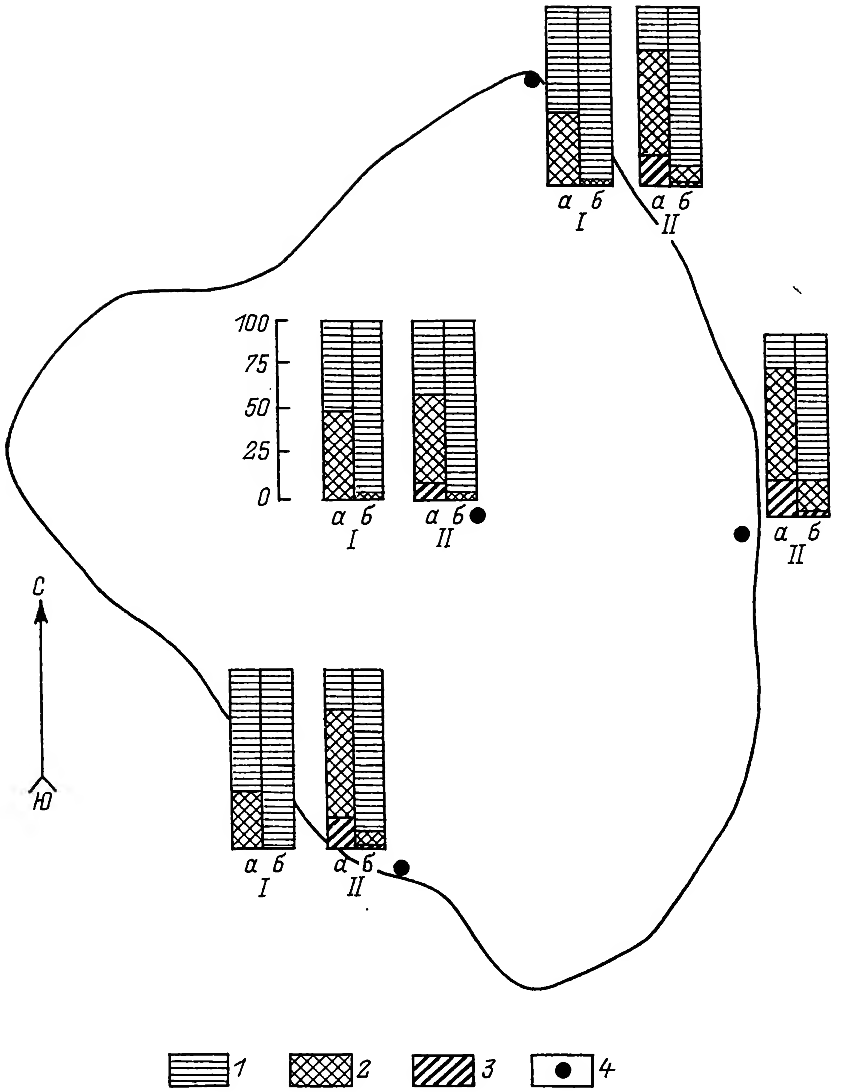


Рис. 1. Расположение станций отбора проб на оз. Пострежском и структура диатомовых комплексов планктона и наилка.

Диатомовые комплексы: *I* — планктона, *II* — наилка. Диатомовые: *1* — планктона, *2* — обрастаний, *3* — донные. *4* — станции отбора проб. *а* — количество видов, %; *б* — относительная численность клеток, %.

(41.9 %), *Pinnularia subcapitata* Greg. (44 %), *Frustulia rhomboides* (Ehr.) De Toni (58 %) (табл. I, *6*, *7*), *Nitzschia acidoclinata* Lange-Bert. (48 %) (табл. I, *9*). Их численность в отдельных пробах достигает *5* %. Наиболее разнообразны диатомовые водоросли обрастаний — 64 вида и разновидности (58.2 % от общего числа). Среди них постоянно встречаются *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz. (95 %) (табл. I, *5*), *Achnanthes nodosa* Cl. (39.5), *A. petersenii* Hust. (? *A. pusilla* (Grun.) De Toni) (65) (табл. I, *11*), *Eunotia lunaris* var. *subarcuata* Nag. (74.4) (табл. II, *2*), *E. meisteri* Hust. (46.5) (табл. II, *12*), *E. microcephala* Krasske ex Hust. (41.8) (табл. II, *10*), *E. pectinalis* var. *ventralis* (Ehr.) Hust. (46.5), *E. minor* (Kütz.) Grun. (81) (табл. II, *3*, *4*), *E. rhomboidea* Hust. (62.8) (табл. II, *5—7*), *E. zerra* var. *diadema* (Ehr.) Patr. (46.5) (табл. II, *1*), *E. veneris* (Kütz.) Müll. (58), *Gomphonema parvulum* (Kütz.) Grun. (83.7) (табл. I, *8*), *G.* aff. *gracile* Ehr. (44 %). Численность этих видов колеблется от 2—3 до 10 % и более. Абсолютное большинство видов (75, или 77.7 %) встречено единичными экземплярами в 1—3 местонахождениях.

Общий состав флоры, по системе галобности Кольбе, уточненной для СССР А. И. Прошкиной-Лавренко (1953), — пресноводный. Среди них 78 % видов — индифферентные к содержанию солей, 11 — галофобы, 5 — галофилы, 6 % — виды с неясной галобностью.

Сведения о приуроченности к водам с различной pH имеются для 80 % диатомовых. 36.4 % видов, включая доминанты *Aulacosira granulata* и *A. subarctica*, принадлежат к алкалифилам, 23.6 — к индифферентам, 16 — к ацидофилам и 4 % — к алкалибионтам.

Заметное место в составе флоры (47 %) занимает группа видов с широким географическим распространением. Бореальные виды составляют 34, арктоальпийские — 11.3 %. Присутствие последних обусловлено дистрофным слабо минерализованным характером водоема. Для 7.7 % видов сведения о распространении недостаточно полные.

По сапробности 10 видов и разновидностей (9 % от общего числа найденных видов) являются ксеносапробами, 15 (13.5 %) — олигосапробами, 19 (16.3 %) — β-сапробами, 2 (1.8 %) — α-сапробами, что позволяет охарактеризовать воду озера как чистую, незагрязненную.

Бóльшая часть видов и разновидностей, обнаруженных в оз. Пострежском, широко распространена в озерах Белоруссии (Михеева, 1971, 1985; Хурсевич, 1976; Макаревич, 1985, и др.). Впервые для флоры республики указываются 14 видов диатомовых. Из них 6 видов обнаружены только в изученном водоеме: *Eunotia microcephala*, *E. rhomboidea*, *E. meisteri*, *Pinnularia stomatophora* (Grun.) Cl., *Stenopterobia curvula* (W. Smith) Krammer (табл. II, *13—16*), *S. delicatissima* (Lewis) Bréb.; 8 видов встречены также в других озерах заповедника.

При изучении флоры по сообществам выявлено довольно однородное распределение в них «постоянных» (частота встречаемости >40 %) видов. В планктоне обнаружен 71 вид диатомовых водорослей, представленных истинно и случайно планктонными видами. Их видовое разнообразие очень низкое (индекс Менхиника — 0.5, индекс Маргалефа — 1.6) (Margalef, 1951; Menhinick, 1964): оно соответствует величинам, свойственным дистрофным водоемам (Власов, 1986; Трифонова, 1990; Михеева, 1992), и формируется в основном за счет единичных представителей случайно планктонных видов. Постоянно встречающихся истинно планктонных видов — 4, что составляет 5.5 % от общего числа обнаруженных видов. Численность их створок в препарате варьирует от 48 до 100 % (в среднем около 80 %). Содержание видов-обрастателей изменяется от 0.16 до 51.3 % от общей численности створок с наибольшими значениями в периоды интенсивного перемешивания воды ранней весной и поздней осенью, а также в прибрежной зоне (рис. 1). Содержание донных видов в планктоне не превышает 0.9 % относительной численности.

В сезонной динамике отмечается максимум развития разнообразных мелкоклеточных центрических диатомовых из родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus* в апреле при *t* воды 13 °C, на смену которому приходит весенне-летний (май—июнь) пик развития *Aulacosira subarctica* (при *t* воды 16—20 °C) и *A. granulata* (при *t* воды >20 °C). Летний планктон представлен в основном синезелеными (*Anabaena solitaria* Kleb., *A. spiroides* Kleb.) или мелкоклеточными протококковыми, собранными в «агрегаты» разнообразной формы, развивающимися постоянно в большом количестве и являющимися характерной чертой дистрофных кислых водоемов (Михеева, 1992). Осенью видовой состав планктона аналогичен летнему с незначительным увеличением числа диатомовых. Доминантами среди диатомовых водорослей в планктоне являются виды родов *Aulacosira* и *Tabellaria* (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Доминирующие комплексы диатомовых водорослей по относительной численности створок. Роль видов в сообществе

Сообщества	Доминанты (относительная численность >10 %)	Субдоминанты (относительная численность 5—10 %)	Сопутствующие (относительная численность 1—5 %)
Планктон	*Aulacosira ambigua* *A. granulata* f. *granulata* *A. subarctica* *Tabellaria fenestrata* *T. flocculosa* *Cyclotella radiosa*		*Cyclotella* aff. *ocellata* Pant *C. cyclopuncta* Hakansson et Carter *C. krammeri* Hakansson *Fragilaria construens* var. *venter* (Ehr.) Grun. *F. capucina* var. *gracilis* (Oest.) Hust. *Achnanthes helvetica* (Hust.) Lange-Bert. *Eunotia minor* *E. pectinalis* var. *ventralis* *E. rhomboidea* *Gomphonema parvulum*
Обрастания	*Aulacosira subarctica* *A. granulata* f. *granulata* *Tabellaria fenestrata* *T. flocculosa* *Fragilaria capucina* Desm. *Synedra rumpens* Kütz.? *Eunotia minor* *Achnanthes petersenii* *Gomphonema parvulum*	*Eunotia rhomboidea* *E. lunaris* var. *subarcuata* *E. exigua-meisteri?* *Frustulia rhomboides* *Pinnularia subcapitata* *Gomphonema* aff. *gracile*	*Fragilaria capucina* var. *gracilis* *Eunotia alpina* (Nag.) Hust. *E. microcephala* *E. intermedia* (Krasske et Hust.) Norp. et Lange-Bert. *E. lunaris* *E. meisteri* *E. zerra* var. *diadema* *Achnanthes nodosa* A. Cl. *Navicula cryptotenella* Lange-Bert. *N. cryptocephala* *Cymbella gracilis* (Ehr.) Kütz. *Gomphonema intricatum* var. *pumilum* Grun. *G. acuminatum* var. *turris* (Ehr.) Cl. *Nitzschia acidoclinata*
Наилок	*Aulacosira subarctica* *A. granulata* f. *granulata*	*Tabellaria flocculosa* *Eunotia minor*	*Tabellaria fenestrata* *Eunotia rhomboidea* *E. lunaris* var. *subarcuata* *E. minor* *E. microcephala* *E. exigua* (Bréb. ex Kütz.) Rabenh. *E. pectinalis* var. *ventralis* *Gomphonema parvulum*

Обрастания изучались на растениях, погруженных в воду, на отмершей древесине, а также на поверхности дернины на краю сплавины. Всего в обрастаниях обнаружено 58 видов диатомовых (с внутривидовыми таксонами — 64). Из них на долю видов-обрастателей приходится 65 % (42 вида) от общего числа видов, половина из которых принадлежит к роду *Eunotia*. Бóльшая часть видов-обрастателей встречается постоянно. Их численность изменяется в зависимости от вида субстрата и вегетационного сезона от 0.1 до 36 %. Другим существенным компонентом эпифитона являются планктонные виды, которые в периоды массового развития их в планктоне обнаружены также и в обрастаниях (до 78 % относительной численности) (рис. 2, *III*, *IV*). Это явление наблюдали и другие исследователи (Макаревич, 1985; Станиславская, 1993). Донные виды в эпифитоне постоянны, но единичны. Однако в обрастаниях на сплавинных берегах отдельные виды выступают в качестве субдоминантов (*Pinnularia subcapitata* (сплавина), *Frustulia rhomboides* (слизь)) или сопутствующих видов (*Navicula cryptotenella* Lange-Bert., *N. cryptocephala* Kütz. (табл. I, *9*), *Nitzschia acidoclinata*), что связано с наличием на поверхности сплавин тонкого слоя наилка, в котором и развиваются донные диатомовые.

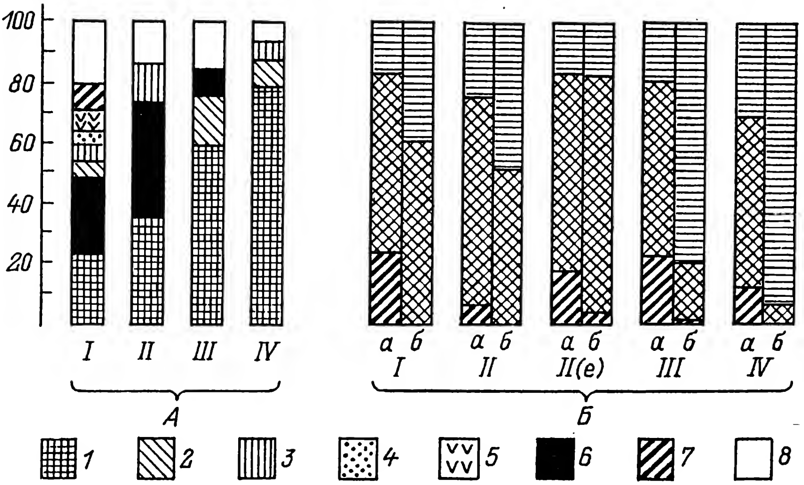


Рис. 2. Видовой состав доминирующих комплексов диатомовых (*А*) в обрастаниях на различных субстратах и структура диатомовых комплексов (*Б*).

Субстраты: *I* — осока, *II* — тростник, *III* — отмершая древесина, *IV* — кубышка. Виды: *1* — *Aulacosira granulata* f. *granulata*; *2* — *A. subarctica*; *3* — *Tabellaria fenestrata*; *4* — *T. flocculosa*; *5* — *Eunotia lunaris* var. *subarcuata*; *6* — *Gomphonema parvulum*; *7* — *G. gracile*; *8* — все остальные. Обозначения на рис. 2, *Б* те же, что и на рис. 1, *а*, *б*, *1—3*. (Обрастания *I—IV* собраны в июне 1989 г., *II* (*е*) — в октябре 1989 г.). По оси ординат — численность, %.

Доминирующий комплекс обрастаний богаче видами, чем планктон; это объясняется разнообразием экологических условий в отдельных сообществах (табл. 2). Так, *Frustulia rhomboides* является субдоминантом только в обрастаниях берега (6.9 %), *Gomphonema* aff. *gracile* (6 %) — на осоке. При сравнении видового состава диатомовых в обрастаниях, собранных одновременно с 4 разных объектов (осоки, тростника, кубышки и отмершей древесины), установлено большое сходство их доминирующих комплексов. 11 общих видов достигают в сумме 78—94 % относительной численности створок, хотя содержание отдельных видов на разных субстратах различное (рис. 2). Сравнивая полный флористический список, установили небольшое сходство всех сообществ (коэффициент Съеренсена — 27, коэффициент Жаккара — 15.7 %). Видовое разнообразие на всех субстратах различается незначительно, максимальная величина индекса Маргалефа (4.1) характеризует озеро как дистрофное.

Для сезонной динамики характерно увеличение видового разнообразия к концу вегетационного периода за счет возрастания роли видов-обрастателей (рис. 2).

Диатомовые водоросли поверхностного слоя донных осадков изучены на илистом и торфянистом грунтах. Наибольшее видовое разнообразие зафиксировано в прибрежной зоне (индекс Маргалефа — 4.1), наименьшее — в центре озера (0.64). Видовые и численные соотношения различных экологических групп диатомовых в наилке очень близки к таковым в планктоне (рис. 1). Максимальные значения относительной численности створок планктонных видов и минимальные — донных видов и видов-обрастателей характерны для центральной части озера. В прибрежной зоне на глубинах 0.90—1.75 м содержание видов-обрастателей увеличивается до 16, а донных — до 1.4 %. Собственно донных видов обнаружено в наилке 19 (24.3 % от всего числа видов). Все они единичны, только 5 имеют встречаемость >40 %. Слабое развитие донных видов можно объяснить неблагоприятными условиями обитания вследствие низкой прозрачности озера и недостаточной обеспеченности питательными веществами.

Таким образом, для диатомовой флоры дистрофного слабо минерализованного болотного водоема характерны разнообразие и обилие видов рода *Eunotia*; высокая численность планктонных видов *Aulacosira* во всех сообществах озера;

слабое развитие донных видов; значительное содержание арктоальпийских и бореальных видов; низкий коэффициент видового разнообразия во всех ценозах; заметное число новых для альгофлоры Беларуси видов.

В заключение выражаю благодарность проф. И. В. Макаровой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН) за всестороннюю помощь при подготовке статьи; Г. К. Хурсевич (Институт геологических наук АНБ) за помощь при работе на СЭМ «JEOL-35C» и критические замечания при написании статьи; Б. П. Власову (Лаборатория озероведения БГУ) за полезные советы во время работы над статьей; З. К. Карташевич (Лаборатория озероведения БГУ) за проведенные анализы химического состава воды; В. М. Самойленко (Лаборатория озероведения БГУ) за помощь при совместной обработке проб осадочного планктона; В. М. Натарову (ББЗ), а также руководству и всем сотрудникам Березинского заповедника за помощь в организации сбора материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вайнштейн Б. А. Об оценке сходства между биоценозами // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976. С. 156—163. (Тр. Ин-та биологии внутренних вод. Вып. 31 (34)).

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Власов Б. П. Изменение диатомовой флоры эвтрофных озер Белоруссии, подверженных хозяйственной деятельности: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 255 с.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 244 с.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т. I. Л., 1974. 403 с.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Л., 1988. Т. II. Вып. 1. 116 с.; 1992. Т. II. Вып. 2. 125 с.

Макаревич Т. А. Эпифитон // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 99—112.

Михеева Т. М. Видовой состав фитопланктона озер Белоруссии // Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск, 1971. С. 48—71.

Михеева Т. М. Фитопланктон и его продукция. Флористический состав // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 33—52.

Михеева Т. М. Структура и функционирование фитопланктона при эвтрофировании вод: Дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. Минск, 1992. 64 с.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солености воды // Диатомовый сб. Л., 1953. С. 186—206.

Станиславская Е. А. Сезонная сукцессия диатомовых водорослей в перифитоне оз. Красного // Диатомовые водоросли — индикаторы изменений окружающей среды и климата. Тез. докл. V Школы по диатомовым водорослям. Иркутск, 1993. С. 56.

Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990. 180 с.

Хурсевич Г. К. История развития диатомовой флоры озер Нарочанского бассейна. Минск, 1976. 152 с.

Margalef R. Diversity and stability a proposal and model of inter dependence // Inst. Biol. 1951. Vol. 9. P. 5—27.

Menhinick E. F. A comparison of some species diversity indexes applied to samples of field insects // Ecology. 1964. Vol. 45. P. 859—861.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 XII 1994

SUMMARY

The results of study of diatom, plankton, growth-cover and mud-cover communities are presented. Systematic and ecological analyses of the diatom composition of lake Postrezhskoye are made.

УДК 502.72 : + 582.293 (470.22) © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

М. А. Поташева, А. В. Кравченко

LOBARIA PULMONARIA (*LOBARIACEAE*, *LICHENES*) В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ВОДЛОЗЕРСКИЙ»

M. A. POTASHEVA, A. V. KRAVCHENKO. *LOBARIA PULMONARIA* (*LOBARIACEAE*, *LICHENES*) IN VODLOZERSKY NATIONAL PARK

Приведены результаты изучения распространения *Lobaria pulmonaria* в Национальном парке «Водлозерский» (Республика Карелия и Архангельская обл.). Отмечена приуроченность вида к осине (71 % всех наблюдений), ольхе серой, иве козьей, рябине. Форофиты с лобарией встречены главным образом в ельниках травянистых и черничных. В 87 % случаев слоевища располагались с северной стороны ствола преимущественно на высоте 0.5—4.0 м. Наиболее часто встречались талломы площадью 100—300 см^2, общее покрытие ствола лишайником составляло 125—1250 см^2.

Нарастающее антропогенное воздействие неуклонно ведет к снижению биоразнообразия в глобальном масштабе. Лишайниковая растительность наиболее чувствительна к различного рода воздействиям, поэтому необходимы изучение состояния региональных лихенфлор и их охрана. В общий список лишайников Карелии в настоящее время входят 905 таксонов (Поташева, Голубкова, 1994), из них к редким и очень редким, по предварительным данным, относятся 78. Только 5 из них — *Bryoria fremontii* (Tuck.) Brodo et D. Hawksw., *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal., *Omphalina hudsoniana* (Jenn.) Bigelow, *Stereocaulon dactylophyllum* Flörke и *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. — внесены в «Красную книгу РСФСР» (1988). О распространении редких лишайников в Карелии, в том числе на охраняемых природных территориях, сведений крайне мало.

Национальный парк «Водлозерский» (далее — ВНП), созданный в 1991 г. на территории республики Карелия (Пудожский р-н) и Архангельской обл. (Онежский р-н), занимает площадь в 464 тыс. га и является одним из наиболее крупных охраняемых природных регионов не только в России, но и в Европе.

ВНП представляет собой обширный массив тайги, слабо затронутый человеческой деятельностью. В геологическом строении территории принимают участие кристаллические образования докембрия (саамий, лопий, карелий). Кристаллический фундамент практически повсеместно перекрыт толщей рыхлых ледниковых образований четвертичного возраста. Ледниковая морфоструктура представлена аккумулятивными (друмлиновыми) равнинами, краевыми моренами и водно-ледниковыми комплексами (Ильин и др., 1992).

Территория парка находится в двух подзонах — средне- (90 % площади) и северотаежной (Яковлев, Воронова, 1959; Растительность..., 1980). Лесные земли занимают 47 % площади парка. Преобладают еловые (54 % лесопокрытой площади) и сосновые (44 %) леса зеленомошной группы типов леса. Превалируют спелые и перестойные насаждения, которые в сумме составляют 95 % (Кукушкин, 1994). Высока заболоченность территории (41 % общей площади), преобладают олиготрофные (64 %) и переходные (35 %) болота (Антипин и др., 1993; Кукушкин, 1994). По этой причине влияние катастрофических пожаров на растительность, и в том числе на лишайниковую, незначительно. В ботаническом плане территория парка почти не обследована. Имеются лишь разрозненные упоминания о произрастании здесь отдельных видов сосудистых растений (Cajander, 1901; Цинзерлинг, 1934; Hulten, 1971; Раменская, 1983, и др.). Опубликованные данные о лишайниках отсутствуют.

Нами территория парка посещалась в 1992—1994 гг. с целью инвентаризации флоры (Кравченко, 1994) и фауны для подготовки технико-экономического обоснования парка, осуществлявшегося Росгипролесом. Специальное внимание было уделено охраняемому виду *Lobaria pulmonaria.*

L. pulmonaria — крупный листоватый влаголюбивый неморальный лишайник с почти циркумполярным распространением в Голарктике. Встречается в Европе, Азии (Корея, Китай, Япония), Африке, Северной Америке. В России произрастает спорадически в европейской части, в Сибири и на Дальнем Востоке (Хабаровский и Приморский края, Камчатка, Сахалин). В Карелии вид встречается во всех флористических районах.

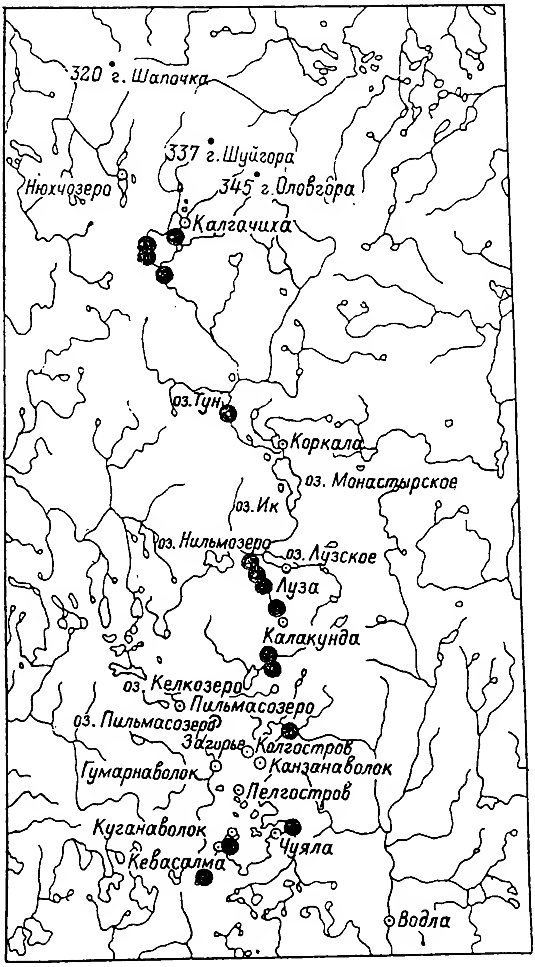
В последние десятилетия наблюдается резкое сокращение ареала и численности вида (Питеранс, 1983; Hallingbäck, 1986; Cieśliński, Czyżewska, 1991). Во многих европейских странах лобария легочная внесена в списки редких и исчезающих видов, в том числе в граничащей с Карелией Финляндии (Threatened..., 1987; Uhanalaisten..., 1992). Как и для других видов, занесенных в «Красную книгу России», картирование распространения лобарии обязательно на всей территории страны (Trass, 1990). Лобария легочная предложена для внесения в готовящуюся к переизданию «Красную книгу Карелии» в качестве вида, состояние популяций которого нуждается в биологическом надзоре.

В Карелии *L. pulmonaria* произрастает преимущественно на стволах осины *Populus tremula* L., ивы козьей *Salix caprea* L., рябины *Sorbus aucuparia* L., можжевельника *Juniperus communis* L. в старых лесах, изредка — на скалах карбонатного и ультраосновного составов (Norrlin, 1876, 1878; Vainio, 1881; Räsänen, 1939; Auer, 1943; Fagerström, 1945; Махмудова, Гимельбрант, 1993). Очень редко лобария поселяется на других субстратах. Так, она 3 раза собрана с ветвей ели *Picea abies* (L.) Karst. (Räsänen, 1939), 3 раза обнаружена на березе *Betula* sp. (Fagerström, 1945; собственные сборы) и по 1 разу — на черемухе *Padus avium* Mill. (Räsänen, 1939) и ольхе серой *Alnus incana* (L.) Moench. (собственные наблюдения).

В результате маршрутного обследования территории парка вдоль основного водного маршрута (р. Илекса—оз. Водлозеро) было зарегистрировано 15 местонахождений вида (см. рисунок). В каждом случае отмечали тип леса, видовую принадлежность форофита, его высоту и диаметр ствола; для 1—2 деревьев — экспозицию, высоту произрастания, а также характер размещения слоевищ на стволе, их число и размеры. Собранный материал хранится в Гербарии Института леса КНЦ РАН.

Бóльшая часть находок в виде значительных группировок талломов была обнаружена нами на стволах осины в ельниках разнотравных и черничных влажных (одиночные экземпляры вида найдены на осине в сосняке черничном и на основании ствола отдельно стоящей осины, растущей в разреженном сосняке на берегу р. Илексы). Единичны находки на ольхе серой, иве козьей и рябине, произрастающих в ельнике разнотравном в окрестностях наиболее крупного населенного пункта пос. Куганаволок. Интересен тот факт, что на древесных породах с гладкой корой (рябине, ольхе) слоевища лобарии располагались исключительно на наклонных участках, а также в местах искривления ствола. Вероятно, это связано с тем, что здесь дольше задерживается влага. Ельники травянистые и черничные являются преобладающими типами лесов в парке, особенно по берегам водоемов и водотоков. Приуроченность лобарии к этим типам леса дает основание предполагать, что на территории парка *L. pulmonaria* — довольно часто встречающийся вид.

Из 17 наблюдений в 12 случаях (71 %) лобария встречена на осине; наиболее предпочтительным форофитом служили старые (свыше 70 лет) деревья высотой 20—25 (до 30) м, с диаметром ствола 40—60 (минимум 15, максимум 80) см, с покрытой глубокими трещинами корой. На сухостойных или усыхающих стволах лобария чаще отсутствует, реже представлена чахлыми экземплярами с малым покрытием. Лишайник отмечался не на всех осинах из числа присутствующих в древостое и не всегда на самых крупных и старых. Так, в



Распространение *Lobaria pulmonaria* в Национальном парке «Водлозерский».

местонахождении у оз. Тун лобария поселилась только на одной осине с диаметром ствола 15 см, хотя тут же произрастают десятки других крупных деревьев с диаметром ствола до 50 см.

Выявлена довольно отчетливая приуроченность вида к определенной экспозиции: в 87 % случаев слоевища лобарии располагались с северной, северо-западной и северо-восточной сторон дерева, в 7 % — с южной, в 6 % — равномерно распределялись по окружности ствола. Размер отдельных слоевищ варьирует в пределах 1—30 см в большем поперечнике, общая площадь покрытия лишайником ствола составляет 125—1250 см^2. Большая часть находок была представлена крупными (площадью 100—300 см^2) экземплярами с многочисленными, хорошо развитыми органами вегетативного размножения (соредиями, собранными в сорали, изредка соредиозными изидиями). Максимальное число слоевищ, обнаруженных на одном стволе, составляло 19, общая площадь покрытия субстрата лишайником в этом случае достигала 2500 см^2. Лобария произрастала в основном на комлях и в нижней трети стволов деревьев. Высота поднятия лишайника по стволу варьировала преимущественно от 0.2 до 5.0 м, в отдельных случаях достигала 15 м, т. е. слоевища располагались уже в нижней части кроны. Чаще всего слоевища встречались на высоте 0.5—4.0 м, при этом талломы довольно равномерно распределялись по высоте ствола.

Результаты наблюдений за распространением лобарии легочной позволяют говорить о том, что этот исчезающий в Европе вид довольно обычен в ВНП и в настоящий момент состояние его популяций не вызывает серьезных опасений. ВНП является достаточно крупной по размерам охраняемой природной территорией и может служить резерватом для лобарии. Для этого следует дифференцированно подходить к планируемым лесохозяйственным мероприятиям, прежде всего к пейзажным и санитарным рубкам, не затрагивать старые осины, служащие как основным субстратом для лобарии и других редких видов, например гриба-дереворазрушителя *Polyporus pseudobetulinus* (Pilat) Thorn, Kotiranta et Niemela, так и местом гнездования птиц-дуплогнездников. Кроме того, для разработки конкретных мер по сохранению *Lobaria pulmonaria* необходимо провести детальное обследование территории парка с целью более полного выявления местонахождений вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипин В. К., Дьячкова Т. Ю., Токарев П. Н. Природные особенности и биологические ресурсы болотных массивов Национального парка «Водлозерский» // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 141—153.

Ильин В. А., Куликова В. В., Антипин В. К. Геолого-геоморфологическая характеристика Национального парка «Водлозерский» // Геология и охрана недр Карелии. Петрозаводск, 1992. С. 42—51.

Кравченко А. В. Материалы к флоре Национального парка «Водлозерский» // Природное и культурное наследие Водлозерского национального парка. Петрозаводск, 1994.

Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М., 1988. 590 с.

Кукушкин Е. Н. Леса Национального парка «Водлозерский» // Природное и культурное наследие Водлозерского национального парка. Петрозаводск, 1994.

Махмудова Е. В., Гимельбрант Д. Е. Лишайники Валаамского архипелага // Вестн. СПбГУ. Сер. биол. 1993. Вып. 3. С. 38—46.

Питеранс А. Проблема охраны лишайников (на примере Латвийской ССР) // Тез. докл. 7 Делегатск. съезда ВБО. Л., 1983. С. 284.

Поташева М. А., Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников Карелии // Флористические исследования в Карелии. 1994. Вып. 2.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 214 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

Цинзерлинг Ю. Д. О северо-западной границе сибирской лиственницы (*Larix sibirica* Ldb.) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1934. Вып. 1. С. 87—98.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 190 с.

Auer A. V. Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung der Flechten in Finnland // Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo», 1942—1943. 1943. Osa 18. N 13. S. 51—57.

Cajander A. K. Siperialaisen lehtikunsen (*Larix sibirica* Led.) lansirajasta // Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 1901. T. 27. S. 24—34.

Cieśliński S., Czyżewska K. Threatened lichens in Poland and their conservation // Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel. Zürich, 1991. N 106. P. 133—149.

Fagerström L. En förteckning över lavar, insamlade i Fjärr Karelen sensommaren 1942 // Memor. Soc. F. Fl. Fenn. 1945. T. 20. S. 142—145.

Hallingbäck T. Lundlavarna, *Lobaria*, pa reträtt i Sverige // Svensk. Bot. Tidskr. 1986. Vol. 80. N 6. P. 373—381.

Hulten E. Atlas over vaxternas utbrending i Norden. Stockholm, 1971. 531 p.

Norrlin J. P. Flora Kareliae Onegensis. II. *Lichenes* // Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 1876. T. 1. S. 1—46.

Norrlin J. P. Symbolae ad floram Ladogensi—Karelicam // Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 1878. T. 2. S. 1—34.

Räsänen V. Die Flechtenflora der nördlichen Küstengegend am Laatokka-see // Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1939. Osa 12. N 1. S. 1—240.

Threatened animals and plants in Finland / Ed. by P. Rassi et al. Helsinki, 1987. 82 p.

Trass H. Mapping of threatened lichens in USSR and general considerations on a european project // (Pap.) Proc. Ist. Meet. Lichen Mapp. Eur. Stuttgart. Sept. 22—24, 1989. Beitr. Naturk. A. Stuttgart, 1990. N 456. P. 35—39.

Uhanalaisten elainten ja kasvien seurantatoimikunnan mietinto / Ed. by P. Rassi et al. Helsinki, 1992. 330 S.

Vainio (*Wainio*) *E. A.* Adjumenta ad Lichenographiam Lapponiae atquė Fenniae borealis. 1 // Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 1881. T. 6. S. 77—182.

Институт леса КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 22 II 1995

SUMMARY

The distribution of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* in Vodlozersky National Park is analysed. The species occurres mainly on *Populus tremula* and some other tree species, viz. *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula*, *Alnus incana* in old spruce-dominated forests. The lichen thalli are confined to the northern side of aspen trunks at the height of 0.5—4.0 m. The most

common size of thalli is about 100—300 cm^2, their total area on the tree trunk being 125—1250 cm^2.

УДК 582.29 (470.23) : 631.529 : 634.027 © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ АРБОРЕТУМОВ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

N. V. MALYSHEVA. THE LICHENS OF ARBORETA OF St. PETERSBURG AND ITS ENVIRONS

В арборетумах С.-Петербурга и его окрестностей выявлено 84 вида лишайников, среди которых преобладают виды, широко распространенные в мире. Отмечено, что лишайники заселяют преимущественно местные древесные породы. Установлены отрицательное влияние на развитие лишайников загрязнения среды и положительное влияние сложного видового состава арборетумов.

Лишайники арборетумов исследованы недостаточно (Degelius, 1961; Galle, 1968, 1970; Голубкова, Малышева, 1980; Малышева, 1981). Данная работа посвящена изучению лишайников арборетумов С.-Петербурга и его окрестностей.

С.-Петербург — крупный центр интродукции древесных растений. Здесь были созданы такие всемирно известные дендроколлекции, как парк Ботанического сада Ботанического института Российской академии наук (далее — БИН), дендрарий С.-Петербургской лесотехнической академии (ЛТА), Ботанический сад С.-Петербургского государственного университета (СПбГУ), а в окрестностях — арборетум Лисинского учебно-опытного лесхоза С.-Петербургской лесотехнической академии (Лисино).

В арборетумах и зеленых насаждениях С.-Петербурга насчитывается 1054 вида (1257 таксонов) культивируемых и естественно произрастающих древесных растений. Из них местными (естественно произрастающими или произраставшими в черте города и его пригородах) являются только 59, т. е. интродуцированные виды составляют 94.1 % видового состава древесных растений, а аборигенные — только 5.9 % (Булыгин и др., 1991). В городских зеленых насаждениях и естественных ценозах в черте города произрастают в общей сложности 214 видов (245 таксонов), что составляет лишь 20.3 % (19.5 %) того, что есть в арборетумах. Более чем 2/3 интродуцированных видов и форм в арборетумах представлены единичными особями и лишь незначительное их число входит в широкий ассортимент озеленения (Булыгин и др., 1991; Firsov et al., 1994).

Задачами данной работы являлись выявление видового состава лишайников арборетумов,[1] сравнение видового состава лишайников на интродуцированных и местных породах, выяснение значения факторов, влияющих на заселение лишайниками древесных пород (видовая принадлежность, географическое распространение, антропогенное воздействие — загрязнение среды), и сравнение видового состава лишайников городских и загородных арборетумов.

Материал и методика

Исследования проводились осенью 1993 г. (Арборетум ЛТА, Ботанический сад СПбГУ), весной 1994 г. (парк БИН), осенью 1994 г. (Лисинский дендрарий).

---

[1] Ранее нами изучался видовой состав лишайников, произрастающих в Ботаническом саду СПбГУ (Малышева, Симачев, 1994) и в парке БИН (Малышева, Связева, 1995), но специального обобщенного географического и сравнительного анализа арборетумов не проводилось.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика арборетумов

Названия арборетумов	Площадь, га	Время создания	Число видов	
			древесных пород	лишайников
Парк Ботанического института (БИН)	16.5	1736 г.	810	43
Арборетум Лесотехнической академии (ЛТА)	8.1	1830 г.	986	22
Ботанический сад С.-Петербургского университета (СПбГУ)	2.6	1864—1868 гг.	125	10
Лисинский дендрарий (Лисино)	3.0	С 1840 г.	250	56

Краткая характеристика арборетумов (Ткаченко, 1935; Шишков, 1955; Соловьев, 1967; Цицин, 1974; Малышева, Симачев, 1994; Малышева, Связева, 1995) приведена в табл. 1.

Дендроколлекция парка Ботанического сада БИН (с указанием редких и ценных видов), а также история ее создания детально описаны специалистами-дендрологами (Замятнин, 1961; Головач, 1980, и др.). Число видов древесных растений в парке постоянно меняется, поэтому в табл. 1 приведены данные на апрель 1994 г. (Малышева, Связева, 1995). Ботанический сад расположен в центре города, в Петроградском р-не, и со всех сторон окружен транспортными магистралями.

Арборетум Ботанического сада ЛТА расположен в Выборгском р-не вблизи главного корпуса академии в центре большого парка; он также подробно описан (Акимов, Булыгин, 1961; Андронов, 1962; Булыгин и др., 1991). Ботанический сад СПбГУ находится на Васильевском о-ве во дворе университета в окружении учебных корпусов и имеет сравнительно небольшую дендроколлекцию, во многом повторяющую две предыдущие (Цицин, 1974; Булыгин и др., 1991).

В Лисинском учебно-опытном лесхозе Лесотехнической академии работали такие ботаники, как Ф. К. Арнольд, Г. Ф. Морозов, В. Н. Сукачев, М. Е. Ткаченко и др. (Шишков, 1955; Байтин, 1956; Колпиков, 1956; Шишков, Докудовский, 1963; Соловьев, 1967). Его арборетум расположен в окр. С.-Петербурга, в 40 км к югу от города, около пос. Лисино-Корпус в Тосненском р-не Ленинградской обл., в окружении леса (Шишков, Докудовский, 1963). Арборетум был организован М. К. Турским в 1840—1850 гг., тогда же были произведены первые посевы и посадки пихты, лиственницы и кедра сибирских. К настоящему времени от посевов и посадок начального периода сохранились лишь отдельные деревья пихты и кедра, а также заложенные Ф. К. Арнольдом в 1847 г. посадки лиственницы сибирской. Современная коллекция древесных интродуцентов арборетума Лисинского лесхоза была заложена в 1954—1967 гг. Н. М. Андроновым, С. Н. Соловьевым, Н. Е. Булыгиным. Бóльшая часть интродуцентов выращена из семян петербургской репродукции, полученных из ботанических садов ЛТА и БИН, поэтому сделать их сравнение особенно интересно.

Всего в арборетумах нами обследован 8721 экз. деревьев и кустарников 148 пород. Собрано и определено 917 экз. лишайников.

Обсуждение результатов

В арборетумах С.-Петербурга и его окрестностей найдено 84 вида лишайников (табл. 2).

Наибольшее число видов лишайников обнаружено в Лисинском дендрарии. Среди них такие типично лесные виды, как *Bryoria capillaris*, *B. fuscescens*, *Pseudevernia furfuracea*, *Ramalina farinacea*, *R. pollinaria*, *R. thrausta*,

ТАБЛИЦА 2

Список видов лишайников, найденных в арборетумах

№ п/п	Виды	Субстрат	Местонахождение				Ареалы
			БИН	ЛТА	СПбГУ	Лисино	
1	*Bacidia albescens* Hepp	к	+	+			Евр., Аз., Ам.
2	*B. inundata* (Fr.) Körb.	г			+		Евр., Аз., Сев. Ам.
3	*Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw.	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам., Канарские о-ва
4	*B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам., Вост. Афр.
5	*B. implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw.	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам.,
6	*B. subcana* (Nyl. et Stiz.) Brodo et D. Hawksw.	к	+			+	То же
7	*Calicium viride* Pers.					+	Евр., Аз., Сев. и Южн. Ам., Австрал.
8	*Caloplaca holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade	к,б	+		+	+	Евр., Аз., Сев. и Ц. Ам., Афр., Нов. Зеланд.
9	*Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr.	г,и,б	+		+		Евр., Аз., Сев. и Ц. Ам., Афр., Гренланд.
10	*C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg.	к	+				Евр., Аз., Сев. Ам., Нов. Зеланд., Гренланд., Австрал.
11	*Cetraria chlorophylla* (Willd. in Humb.) Vain.	к	+			+	Евр., Аз., Сев. и Ц. Ам.
12	*C. sepincola* (Ehrh.) Ach.	к	+			+	Евр., Аз., Сев. и Южн. Ам., Австрал., Нов. Зеланд.
13	*Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W. L. Culb. et C. F. Culb.	к	+				Евр., Аз., Сев. Ам.
14	*Chaenotheca ferruginea* (Turner et Borrer) Mig.	к				+	Евр., Аз., Сев. и Южн. Ам., Австрал.
15	*Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	к,и	+				Евр., Аз., Ам., Афр., Австрал.
16	*C. coniocraea* (Flörke) Spreng.	к,п	+	+		+	Евр., Аз., Сев. и Ц. Ам., Австрал.
17	*C. cornuta* (L.) Hoffm.	к	+	+			Евр., Аз., Ам., Нов. Зеланд., Австрал.
18	*C. fimbriata* (L.) Fr.	к,т	+	+		+	Евр., Аз., Ам., Нов. Зеланд.
19	*C. gracilis* (L.) Willd.	к	+				Евр., Аз., Ам., Сев. Афр., Австрал.
20	*C. macilenta* Hoffm.	к				+	Евр., Аз., Ам., Нов. Зеланд.
21	*C. ochrochlora* Flörke	к		+			Евр., Аз., Ам., Афр.
22	*C. pyxidata* (L.) Hoffm.	т	+				Евр., Сев. Ам., Афр., Австрал., Нов. Зеланд.
23	*C. subulata* (L.) Weber ex F. H. Wigg.	к	+				Евр., Аз., Сев. и Ц. Ам., Сев. Афр., Австрал.
24	*Evernia divaricata* (L.) Ach.	к				+	Евр., Аз., Сев. и Южн. Ам.
25	*E. prunastri* (L.) Ach.	к		+		+	Евр., Аз., Сев. Ам., Сев. Афр., Яп.
26	*E. mesomorpha* Nyl.	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам.
27	*Graphis scripta* (L.) Ach.	к				+	Евр., Аз., Ам., Афр.
28	*Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy	к		+		+	Евр., Аз., Сев. Ам., Австрал.
29	*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.	к	+	+	+	+	Евр., Аз., Ам., Афр., Австрал.
30	*H. tubulosa* (Schaer.) Hav.	к	+	+		+	Евр., Аз., Сев. Ам.
31	*Lecanora allophana* Nyl.	к				+	Евр., Аз., Сев. и Ц. Ам.
32	*L. argentata* (Ach.) Malme	к	+			+	Евр., Аз., Сев. Ам., Сев. Афр.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ п/п	Виды	Субстрат	Местонахождение				Ареалы
			БИН	ЛГА	СПбГУ	Лисино	
33	*Lecanora crenulata* Hook	б	+				Евр., Аз., Сев. Ам., Сев. Афр.
34	*L. dispersa* (Pers.) Sommerf.	б,и	+		+		Евр., Аз., Сев. Ам., Австрал.
35	*L. hagenii* (Ach.) Ach.	к,б,и	+	+	+		Евр., Аз., Сев. Ам.
36	*L. muralis* (Schreb.) Rabenh.	т,и	+				Евр., Аз., Сев. Ам., Сев. Афр.
37	*L. pulicaris* (Pers.) Ach.	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам.
38	*L. symmicta* (Ach.) Ach.	к	+	+		+	Евр., Аз., Сев. Ам., Гренланд.
39	*Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel in Hawksw., P. James et Coppins	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам., Сев. Афр., Гренланд., Канарские о-ва
40	*Lepraria incana* (L.) Ach.	к,и	+			+	Евр., Аз., Сев. Ам.
41	*Loxospora elatina* (Ach.) A. Massal.	к				+	Евр.
42	*Malanelia exasperata* (De Not.) Essl.	к	+	+			Евр., Аз., Сев. Ам., Сев. Афр.
43	*M. exasperatula* (Nyl.) Essl.	к	+				Евр., Аз., Сев. Ам.
44	*M. olivacea* (L.) Essl.	к				+	То же
45	*M. septentrionalis* (Lynge) Essl.	к				+	» »
46	*M. subaurifera* (Nyl.) Essl.	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам., Афр.
47	*Micarea prasina* Fr.	к		+			Евр., Аз., Сев. Ам., Канарские о-ва
48	*Parmelia sulcata* Taylor	к	+	+		+	Евр., Аз., Сев. Ам., Афр., Австрал.
49	*Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl.	к	+			+	Евр., Аз., Сев. Ам.
50	*Peltigera canina* (L.) Willd.	к				+	Евр., Аз., Ам., Афр., Австрал., Гренланд.
51	*P. didactyla* (With.) J. R. Laundon	т,и	+				Евр., Аз., Ам., Афр., Гренланд., Нов. Зеланд.
52	*P. lepidophora* (Nyl. ex Vain.) Bitter	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам., Афр., Гренланд.
53	*P. rufescens* (Weiss) Humb.	т,и	+				Евр., Аз., Ам., Афр.
54	*Pertusaria albescens* (Huds.) M. Choisy et Werner in Werner	к				+	Евр., Аз.
55	*P. amara* (Ach.) Nyl.	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам., Сев. Афр., Канарские о-ва
56	*P. carneopallida* (Nyl.) Anzi in Nyl.	к				+	Евр., Сев. Ам.
57	*P. multipuncta* (Turner) Nyl.	к				+	Евр., Аз., Сев. и Ц. Ам.
58	*Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg	к		+			Евр. Аз., Сев. Ам.
59	*P. orbicularis* (Neck.) Moberg	к	+			+	Евр., Аз., Ам., Афр., Австрал.
60	*Phlyctis agelaea* (Ach.) Flot.	к				+	Евр., Ам.
61	*P. argena* (Spreng.) Flot.	к				+	То же
62	*Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier	к	+				Евр., Аз., Ам.
63	*P. caesia* (Hoffm.) Fürnr.	т,и	+				Евр. Аз., Сев. Ам., Сев. Афр., Австрал.
64	*P. dubia* (Hoffm.) Lettau	к	+	+		+	Евр., Аз., Ам., Афр., Австрал.
65	*P. stellaris* (L.) Nyl.	к	+	+		+	Евр., Аз.,Сев. и Ц. Ам., Афр., Австрал., Нов. Зеланд., Антарктика
66	*P. tenella* (Scop.) DC.	к	+	+		+	Евр., Аз., Сев. Ам.
67	*Platismatia glauca* (L.) W. L. Culb. et C.F. Culb.	к					Евр., Аз., Афр., Ам., Австрал.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ п/п	Виды	Субстрат	Местонахождение				Ареалы
			БИН	ЛТА	СПбГУ	Лисино	
68	*Porina aenea* (Wallr.) Zahlbr.	к		+			Евр., Сев. Ам.
69	*Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам., Афр.
70	*Ramalina farinacea* (L.) Ach.	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам., Австрал., Нов. Зеланд.
71	*R. pollinaria* (Westr.) Ach.	к				+	Евр., Аз., Ам., Афр., Филиппинские о-ва
72	*R. thrausta* (Ach.) Nyl.	к				+	Евр., Аз., Сев. Ам.
73	*Rinodina exigua* (Ach.) Gray	к				+	Евр., Аз., Сев. и Ц. Ам., Сев. Афр., Австрал., Нов. Зеланд.
74	*R. sophodes* (Ach.) A. Massal.	к				+	Евр., Аз., Сев. Афр., Нов. Зеланд.
75	*Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda	к	+	+	+	+	Евр., Аз., Сев. Ам.
76	*Usnea filipendula* Stirt.	к				+	Евр., Аз., Сев. и Ц. Ам.
77	*U. hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg.	к		+		+	Евр., Аз., Сев. Ам.
78	*U. subfloridana* Stirt.	к				+	Евр., Аз., Сев. и Ц. Ам.
79	*Verrucaria muralis* Ach.	т,и,б	+		+		Евр., Аз., Сев. Ам., Сев. Афр.
80	*V. nigrescens* Pers.	т,и,б	+		+		То же
81	*Vezdaea aestivalis* (Ohlert) Tsherm.-Woess et Poelt	м	+				Евр., Аз., Сев. Ам., Сев. Афр., Нов. Зеланд.
82	*Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai	к	+	+		+	Евр., Аз., Сев. Ам.
83	*Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.	к	+			+	Евр., Аз., Ам., Афр., Австрал.
84	*X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber	к	+			+	Евр., Аз., Сев. Ам.
Всего 84 вида			43	22	10	56	

Примечание. Субстрат: к — кора деревьев, г — гранит, и — известняк, б — бетон, т — туф, п — пни, м — дерновинки мха. Ареал: Евр. — Европа; Аз. — Азия; Ам. — Америка (Северная и Южная); Сев. Ам. — Северная Америка; Южн. Ам. — Южная Америка; Ц. Ам. — Центральная Америка; Афр. — Африка; Сев. Афр. — Северная Африка; Яп. — Япония; Австрал. — Австралия; Гренланд. — Гренландия; Нов. Зеланд. — Новая Зеландия.

Usnea filipendula, U. subfloridana. Парк БИН также довольно богат в видовом отношении, особенно если учесть его городское местоположение. При сравнении выявляется определенное сходство видового состава лишайников этих дендрариев (табл. 3). Интересно, что арборетум ЛТА, в котором найдено 22 вида лишайников, отличается по этому показателю от окружающего его парка, где найдено всего 7 видов. В Ботаническом саду СПбГУ обнаружено всего 10 видов лишайников, в основном устойчивых к загрязнению. Таким образом, городская среда, безусловно, отрицательно сказывается на видовом составе лишайников.

Ряд лишайников (более 15 % видов) встречается во всех дендрариях (*Hypogymnia physodes, Scoliciosporum chlorococcum*) или в трех местах сбора (*Caloplaca holocarpa, Cladonia coniocraea* и др.). В основном эти лишайники характерны для крупных лесопарков, и нахождение их в арборетумах в центре города, по-видимому, неслучайно. Можно предположить, что развитие лишайников стимулируется большим видовым разнообразием древесных пород (неестественным в природных условиях наших широт).

Бóльшая часть найденных лишайников обитает на коре деревьев (70 видов, 83 %), гораздо меньше их на каменистом субстрате: на известняке — 11 видов, туфе — 8, граните — 2 вида. Следует отметить, что каменистый субстрат для

ТАБЛИЦА 3

Число общих видов лишайников (справа вверху) (абс., в скобках — %) и коэффициенты сходства Съеренсена—Чекановского для сравниваемых арборетумов (слева внизу)

Местонахождение	БИН	ЛТА	СПбГУ	Лисино
БИН	—	15 (23.1)	8 (15.1)	20 (20.2)
ЛТА	46.2	—	4 (12.5)	13 (16.6)
СПбГУ	30.2	25.0	—	3 (4.6)
Лисино	40.4	33.3	9.1	—

арборетумов не характерен, так как определяется присутствием (БИН, СПбГУ) или отсутствием (ЛТА, Лисино) альпийских горок. Присутствие такого искусственного субстрата, как бетон, также не является характерным и зависит от разбивки дорожек (БИН), наличия фундаментов (СПбГУ). Малое количество пней (а следовательно, и лишайников на них: всего 1 вид) в арборетумах объясняется постоянным уходом за древесными насаждениями. Наличие всего 1 вида, произраставшего на дерновинках мха на альпийской горке, объясняется гидрологическим режимом, а также уходом за почвенным покровом. Таким образом, в арборетумах создаются определенные искусственные и специфические условия для развития лишайников.

При рассмотрении распределения лишайников по древесным породам (табл. 4) учитывалось географическое распространение лишайников (табл. 2). Древесные породы были условно разделены на интродуцированные из Северной Америки, Азии (в основном из Восточной Азии), Европы и местные породы (Соколов и др., 1977, 1980, 1986). Под видами местной флоры мы понимаем виды, которые в Петербурге находятся в пределах своего естественного ареала. Такое обобщенное разделение сделано для удобства сравнения с широкими ареалами лишайников (Окснер, 1956, 1968, 1993; Fink, 1960; Голубкова, 1966, 1981; Poelt, 1969; Определитель..., 1971, 1975, 1977, 1978; Макаревич и др., 1982; Galloway, 1985; Wirth, 1987; Седельникова, 1990; The Lichen Flora..., 1992; Santesson, 1993).

При сравнении ареалов лишайников, найденных в арборетумах, с ареалами древесных пород выяснилось, что интродуцированные породы могут заселяться лишайниками, не произрастающими на них в естественных условиях. Так, на *Pyrus ussuriensis* родом из Приморья, с Дальнего Востока, из Китая и Кореи в арборетуме ЛТА найден лишайник *Porina aenea*, известный из Европы, с Кавказа, из Северной Америки (Канада, США) (Макаревич, 1977 : 177). *Loxospora elatina* — лишайник с европейским рапространением (Фенноскандия, Прибалтика, Германия, Чехия, Польша, Украина, Белоруссия, европейская часть России) (Макаревич, 1971а : 85) — обнаружен на *Acer rubrum*, естественный ареал которого ограничен Северной Америкой. Возможно, лишайники заносятся в арборетумы регионов, где до этого они не произрастали, вместе с посадочным материалом и здесь осваивают новые для себя виды деревьев, как аборигенные, так и интродуцированные из других районов земного шара. Известно, что каждой древесной породе присущ определенный комплекс видов лишайников, вероятность встречаемости видов которого на данной породе выше, чем на других; вместе с древесными породами бореальные виды эпифитных лишайников способны продвигаться далеко на юг, а неморальные, наоборот, — далеко на север (Малышева и др., 1980). Это явление отмечал А. Н. Окснер (1946), писавший, что осина, например, способствует продвижению неморальных видов лишайников вплоть до Арктики.

При исследовании арборетумов найдено несколько видов лишайников, интересных в географическом отношении. На коре *Sorbus aucuparia* в Лисинском дендрарии найден сравнительно редко встречающийся лишайник *Pertusaria carneopallida*, произрастающий в северных широтах (в Фенноскандии, Эстонии, Атлантической Европе, на побережье Берингова моря, в Северной Америке, в

ТАБЛИЦА 4

Приуроченность лишайников к определенным деревьям и кустарникам

Деревья и кустарники	Местонахождение и виды лишайников (см. табл. 2)
1. Растения Северной Америки	
Larix laricina (Du Roi) K. Koch	БИН: *75*
L. occidentalis Nutt.	БИН: *75*
Picea pungens Engelm.	Лисино: *29, 30, 38*
P. sitchensis (Bong.) Carr.	ЛТА: *75*
Pinus resinosa Ait.	БИН: *75*
P. strobus L.	ЛТА: *75*; Лисино: *29, 37, 77*
Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco	БИН: *29, 48, 75*; Лисино: *29, 37, 75, 84*
Thuja occidentalis L.	БИН: *29, 75*; ЛТА: *75*; Лисино: *16, 18*
Tsuga canadensis (L.) Carr.	ЛТА: *75*
Acer glabrum Torr.	БИН: *29*
A. rubrum L.	БИН: *29*; Лисино: *16, 29, 32, 38, 39, 41, 45, 48, 67, 73*
A. saccharinum L.	БИН: *1, 6, 29, 30, 43, 48, 65, 75*; ЛТА: *29, 75*
A. spicatum Lam.	БИН: *29, 48*
Crataegus douglasii Lindl.	БИН: *29, 48*
C. horrida Medic.	БИН: *29*
Fraxinus latifolia Benth.	ЛТА: *29, 35, 47*
F. pennsylvanica Marsh.	БИН: *40, 75*; ЛТА: *16, 18, 29*; Лисино: *12, 29, 38, 39, 44, 48, 75, 82*
Juglans cinerea L.	БИН: *29, 35, 38, 48, 82*
J. nigra L.	БИН: *75*
Populus balsamifera L.	БИН: *38, 48*
P. deltoides Bartr.	БИН: *16, 29, 38, 75*
P. trichocarpa Torr. et Gray	БИН: *29, 35, 48, 75*
Prunus virginiana L.	БИН: *29*
Tilia americana L.	БИН: *29*
Quercus alba L.	БИН: *29, 35, 48, 75*
Q. macrocarpa Michx.	ЛТА: *17, 29, 35, 38, 48, 65, 75*
Q. rubra L.	БИН: *29, 38*
Q. rubra f. *maxima* (Marsch.) Ashe	ЛТА: *18, 29, 35, 48, 82*
Viburnum lentago L.	БИН: *29, 48, 65, 74*
2. Растения Азии	
Abies nephrolepis Maxim.	Лисино: *27, 29, 49*
A. sibirica Ledeb. (Сев. Евразия)	Лисино: *3, 4, 6, 7, 11, 16, 18, 24—26, 29, 37, 40, 48, 49, 67, 69, 76—78*
Larix kaempferi (Lamb.) Carr.	Лисино: *16, 29, 40*
L. sibirica Ledeb. (Сев. Евразия)	ЛТА: *29, 75*; Лисино: *14, 28, 29, 40, 75*
Metasequoia glyptostroboides Hu et Cheng	БИН: *29*
Picea ajanensis (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.	Лисино: *29, 40, 75*
P. orientalis (L.) Link. (Кавказ)	ЛТА: *29, 38, 48*
P. schrenkiana Fisch. et Mey.	ЛТА: *75*
Pinus kochiana Klotzsch. ex C. Koch (Кавказ)	БИН: *75*
Acer mandshuricum Maxim.	БИН: *29*
A. miyabei Maxim.	БИН: *29, 75*
A. pseudosieboldianum (Pax.) Kom.	БИН: *29, 75, 82*
Armeniaca mandshurica (Maxim.) Skvorts.	БИН: *38, 48*
Betula albo-sinensis Burk. var. *septentrionalis* C. K. Schneid.	БИН: *29, 66*
B. davurica Pall.	БИН: *18, 40*
B. platyphylla Sukacz.	БИН: *29*
Catalpa ovata D. Don	БИН: *11, 12, 29, 75*
Cercidiphyllum japonicum Siebold et Zucc.	БИН: *29, 38, 75*
C. magnificum Nakai	БИН: *75*
Crataegus stevenii Pojark. (Кавказ)	БИН: *29, 48*
Fraxinum sogdiana Bunge	ЛТА: *29, 42, 75*
Hydrangea bretschneideri Dipp.	БИН: *29, 48*
Juglans ailanthifolia Carr.	БИН: *29, 38*
J. mandshurica Maxim.	БИН: *10, 29, 35, 38, 48, 75, 82*; Лисино: *29, 39*
J. mandshurica × *J. cinerea*	БИН: *29, 75*
Juniperus sabina L.	ЛТА: *75*
Kalopanax septemlobus (Thunb.) Koidz.	БИН: *75*
Lonicera edulis Turcz. ex Freyn	Лисино: *29, 60, 75*

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Деревья и кустарники	Местонахождение и виды лишайников (см. табл. 2)
Malus baccata (L.) Borkh.	ЛТА: *1, 18, 29, 35, 47, 48, 64, 66, 75*; СПбГУ: *29* (= *Malus pallasiana* Juz.)
M. cerasifera Spach	БИН: *1, 18, 29, 35, 40, 48, 62, 66, 75, 83*
M. prattii (Hemsl.) C. K. Schneid.	БИН: *75*
M. prunifolia (Willd.) Borkh.	ЛТА: *18, 29, 48, 75, 82*
M. zumi (Mats.) Rehd.	ЛТА: *21, 29, 35, 47, 48*
Phellodendron amurense Rupr.	БИН: *75*; ЛТА: *29, 82*
P. japonicum Maxim.	БИН: *75*
Populus maximowiczii A. Henry	БИН: *62*
Pterocarya rhoifolia Siebold et Zucc.	БИН: *75*
Pyrus ussuriensis Maxim.	ЛТА: *58, 69, 75, 82*
Quercus mongolica Fisch. ex Ledeb.	БИН: *29, 48, 66, 75, 82*
Salix schwerinii E. Wolf	БИН: *29*
Sorbus alnifolia (Siebold et Zucc.) C. Koch	БИН: *48, 75*
Syringa amurensis Rupr.	БИН: *75*
S. reticulata (Blume) Hara	БИН: *29*
S. villosa Vahl	БИН: *29, 75*
Tamarix ramosissima Ledeb.	БИН: *29, 75*
Tilia begoniifolia Stev. (Кавказ)	БИН: *48* (= *Tilia caucasica* Rupr.)
T. pekinensis Rupr.	БИН: *29, 75*
Ulmus pumila L.	ЛТА: *29, 47, 48, 64, 66, 82*
Weigela florida (Bunge) A. DC.	БИН: *75, 82*
W. middendorffiana (Carr.) C. Koch	БИН: *29*
3. Растения Европы	
Larix decidua Mill.	ЛТА: *29*; Лисино: *3, 5, 7, 14, 16, 28, 29, 77*
L. decidua f. *pendula* Regel	БИН: *16—18, 23, 29, 49*
L. decidua f. *pendulina* Regel	БИН: *29*
Pinus pallasiana D. Don	БИН: *75*
P. peuce Griseb.	БИН: *75*; Лисино: *29, 37, 82*
Acer pseudoplatanus L.	БИН: *29, 40*
A. tataricum L.	БИН: *29, 48, 84*
Aesculus hippocastanum L.	БИН: *29,83*
Amelanchier ovalis Medik.	Лисино: *29, 32*
Carpinus betulus L.	БИН: *75*
Cerasus avium (L.) Moench.	ЛТА: *29, 48, 75*
C. vulgaris Mill.	БИН: *29*
Crataegus curvisepala Lindm.	БИН: *29, 48, 84*
C. monogyna Jacq.	БИН: *29*
Euonymus europaea L.	БИН: *35, 48, 59, 84*
Fagus sylvatica L.	ЛТА: *29, 35, 38, 47, 48, 64, 75, 82*
Laburnum × *waterery* Dipp.	БИН: *48*
Malus domestica Borkh.	БИН: *29, 35, 75*
Populus alba L.	БИН: *75*
Pyrus communis L.	БИН: *29, 35, 38, 48, 75*
Quercus petraea (Mattuschka) Liebl.	ЛТА: *29, 35*
Salix alba L.	БИН: *38, 48*
Sambucus racemosa L.	БИН: *29, 48, 75*
Sorbus intermedia (Ehrh.) Pers.	БИН: *29, 48*
S. torminalis (L.) Grantz.	БИН: *29*
Syringa josikaea Jacq. f.	БИН: *29, 48, 75*
S. vulgaris L.	БИН: *29, 35, 48, 75, 84*
Tilia europaea L.	БИН: *38*
T. platyphyllos Scop.	БИН: *29, 35, 38, 75*
T. praecox A. Br.	БИН: *29, 48, 75*
Viburnum lantana L.	БИН: *29, 66*
4. Местные породы	
Picea abies (L.) Karst.	Лисино: *29, 48, 67, 76*; ЛТА: *16, 18, 29, 30, 75*
Pinus sylvestris L.	Лисино: *16, 20, 29, 49*
Acer platanoides L.	БИН: *8, 19, 29, 35, 38, 43, 48, 59, 66, 75*; СПбГУ: *75*
A. platanoides f. *rubrum* Herd.	БИН: *29, 30, 48, 75*
A. platanoides f. *schwedleri* (C. Koch) Schwer.	БИН: *29, 35, 40, 48, 82*
A. platanoides f. *stollii* Spaeth	БИН: *35, 48*
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	БИН: *29, 48*; Лисино: *16, 29, 48, 55*
A. incana (L.) Moench.	БИН: *29*
Betula pendula Roth	БИН: *15, 29, 35, 48, 75, 82*; Лисино: *67, 76*

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Деревья и кустарники	Местонахождение и виды лишайников (см. табл. 2)
Crataegus sanguinea Pall.	Лисино: *29, 48, 64*
Fraxinus excelsior L.	БИН: *11, 29, 35, 38, 42, 48, 75, 82*; Лисино: *16, 27, 29, 39, 46, 67, 70, 72, 76, 78*
F. excelsior f. *argenteo-variegata* (West.) Schelle	БИН: *38, 48*
F. excelsior f. *diversifolia* (Ait) Lingelsn.	БИН: *29*
Malus sylvestris (L.) Mill.	БИН: *48*; СПбГУ: *66*
Padus avium (L.) Mill.	БИН: *29, 48*
Populus tremula L.	Лисино: *31, 32, 39, 59, 65, 83*
P. tremula f. *pyramidalis* Sok.	БИН: *29*
Prunus domestica L.	СПбГУ: *35, 48*
Quercus robur L.	БИН: *11, 12, 16, 18, 19, 29, 35, 38, 40, 48, 75, 82*; Лисино: *4, 5, 25, 26, 29, 32, 49, 52, 61, 67, 70, 73, 77, 78*
Rhamnus cathartica L.	БИН: *48, 66*
Salix caprea L.	БИН: *29, 48*
S. fragilis L.	БИН: *29, 35, 38, 48*; СПбГУ: *35*
Sorbus aucuparia L.	БИН: *26, 27, 29, 38, 39, 48, 67*; Лисино: *25—27, 29, 30, 38—40, 44, 48, 56, 57, 60, 74*
Tilia cordata Mill.	БИН: *16, 29, 40, 75*; СПбГУ: *8, 35, 66*; Лисино: *11, 16, 18, 20, 29, 32, 38, 40, 45, 48, 50, 61, 67, 70—73, 76, 78*
Ulmus glabra Huds.	БИН: *13, 29, 35, 40, 43, 48, 75, 82*; Лисино: *39, 48, 54, 61, 70*
U. laevis Pall.	БИН: *29, 30, 35, 38, 40, 48, 75, 84*; Лисино: *6, 16, 18, 29, 32, 48, 60*
Viburnum opulus L.	БИН: *29, 48*

России известен из Мурманской, Ленинградской областей и Карелии) (Макаревич, 1971б : 40). Неморальные лишайники евроамериканского распространения *Phlyctis argena* и *P. agelaea* обнаружены в Лисино: первый — на *Sorbus aucuparia*, *Ulmus laevis*, второй — на *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*.

При сравнении лихенофлоры на местных (21 вид) и интродуцированных породах родом из Северной Америки (48 видов), Азии (50), Европы (29) можно отметить, что на местных породах лишайников больше — 56 видов, на азиатских — 40, на североамериканских — 28, на западноевропейских — 27.

Таким образом, лишайники предпочитают поселяться в арборетумах на местных породах, а на интродуцентах — на породах из Азии.

Заключение

В арборетумах С.-Петербурга и его окрестностей выявлено 84 вида лишайников. Выяснено, что лишайники заселяют в основном местные породы, а на интродуцентах они поселяются главным образом на восточноазиатских породах, менее — на североамериканских и западноевропейских. Интродуцируемые породы могут заселяться видами лишайников, не произрастающих в пределах их естественного ареала. При сравнении видового состава лишайников арборетумов города и его окрестностей, где происхождение посадочного материала было генетически тем же, выявлены отрицательное влияние фактора загрязнения среды (за городом лишайников значительно больше) и положительное влияние такого фактора, как сложный видовой состав арборетумов, которого нет в естественных условиях наших широт.

Автор выражает глубокую признательность и благодарность дендрологам проф. Н. Е. Булыгину и О. А. Связевой за уточнение названий и ареалов древесных растений, а также проф. Н. С. Голубковой и А. Н. Титову за просмотр и уточнение современных названий лишайников рода *Usnea* и порядка *Ca-*

liciales, Ю. В. Котлову за уточнение ареала *Micarea prasina*, П. В. Безверхову за экскурсию по Лисинскому дендрарию.

Данная работа выполнялась в рамках гранта CEU/RSS № 1133/93 Research Support Scheme Центрального европейского университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акимов П. А., Булыгин Н. Е. Деревья и кустарники дендрологического сада и парка Ленинградской лесотехнической академии. Л., 1961. 111 с.

Андронов Н. М. Деревья и кустарники дендрологического парка Лесотехнической академии. Л., 1962. 111 с.

Байтин А. А. Краткий обзор истории хозяйства в Лисинском учебно-опытном лесхозе // Тр. ЛТА. 1956. № 73. С. 11—27.

Булыгин Н. Е., Связева О. А., Фирсов Г. А. Дендрологические фонды садов и парков Ленинграда. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991. № 2790-В91. 66 с.

Головач А. Г. Деревья, кустарники и лианы Ботанического сада БИН АН СССР. Л., 1980. 188 с.

Голубкова Н. С. Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М.—Л., 1966. 256 с.

Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л., 1981. 200 с.

Голубкова Н. С., Малышева Н. В. Лишайники Волжско-Камского государственного заповедника // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 669—703.

Колпиков М. В. Лисинский учебно-опытный лесхоз и его значение как научной и учебной базы // Тр. ЛТА. 1956. № 73. С. 3—10.

Замятнин Б. Н. Путеводитель по парку Ботанического института. М.—Л., 1961. 128 с.

Макаревич М. Ф. *Lecanora* // Определитель лишайников СССР. Л., 1971а. Вып. 1. С. 72—146.

Макаревич М. Ф. Сем. *Pertusariaceae* // Там же. 1971б. С. 7—70.

Макаревич М. Ф. Сем. *Arthopyreniaceae* // Определитель лишайников СССР. Л., 1977. Вып. 4. С. 151—197.

Макаревич М. Ф., Навроцкая И. Л., Юдина И. В. Атлас географического распространения лишайников в Украинских Карпатах. Киев, 1982. 404 с.

Малышева Н. В., Шмидт В. М., Голубкова Н. С. Лишайники Татарии. II. Экологическое распространение лишайников по субстратам. Роль субстрата в географическом распространении лишайников // Вестн. ЛГУ. 1980. № 15. С. 45—55.

Малышева Н. В. Эпифитные лишайники на интродуцированных породах в Татарии. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1981. № 3139. 13 с.

Малышева Н. В., Симачев В. И. Лишайники Ботанического сада Санкт-Петербургского государственного университета // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1994. Вып. 3 (№ 17). С. 48—52.

Малышева Н. В., Связева О. А. Лишайники парка Ботанического института Российской академии наук (г. Санкт-Петербург) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 108—118.

Окснер А. Н. Неморальный элемент в лихенофлоре советской Арктики // Матер. по истории флоры и растительности СССР. 1946. Вып. 2. С. 475—490.

Окснер А. М. Флора лишайників України. Київ, 1956. Т. 1. 495 с.; 1968. Т. 2 (Вып. 1). 500 с.; 1993. Т. 2 (Вып. 2). 541 с.

Определитель лишайников СССР. Л., 1971. Вып. 1. 412 с.; 1975. Вып. 3. 161 с.; 1977. Вып. 4. 344 с.; 1978. Вып. 5. 305 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Конспект флоры. Новосибирск, 1990. 175 с.

Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. и др. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1977. Т. 1. 164 с.; 1980. Т. 2. 144 с.; 1986. Т. 3. 182 с.

Соловьев С. А. Дендрологический парк в Лисино // Зеленое строительство. Сб. Л., 1967. С. 57—61.

Ткаченко М. Е. К столетию Лисинского леспромхоза // Лесное хозяйство и лесоэксплуатация. 1935. № 5. С. 35—36.

Цицин Н. В. Ботанические сады СССР. М., 1974. 190 с.

Шишков И. И. К стопятидесятилетию Лисинского учебно-опытного лесхоза // Лесное хозяйство. 1955. № 8. С. 89—91.

Шишков И. И., Докудовский И. Е. Типы леса Лисинского учебно-опытного лесхоза и их хозяйственное использование. М., 1963. 111 с.

Degelius G. The arboreal flora of the botanical garden of Gothenburg (Sweden) // Acta Hort. Gotoburg. 1961. Vol. 24. P. 25—60.

Fink B. The lichen flora of The United States. Michigan, 1960. 426 p.

Firsov G. A., Buligin N. E., Thogersen C. G. A comparision of the assortiment of broad-leaved trees and shrubs used in city planting in NW Russia and NE Sweden // Rob. medd. 1994. N 2. P. 1—25.

Galle L. Lichens of the arboretum at Tiszakurt and her surroundings // Tiscia. 1968. N 3. P. 21—26.

Galle L. Die Flechtenvegetation und Flechtenzonen des Arboretums in Szarvas // Acta biol. Szeged. 1970. Bd 16. H. 3-4. S. 43—49.

Galloway D. J. Flora of New Zealand lichens. New Zealand, Wellington, 1985. 662 p.

Poelt J. Bestimmungsschlussel Europaischer Flechten. Lehre, 1969. 578 S.

Santesson R. The lichens and lichenocolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. 710 p.

Wirth V. Die Flechten Baden—Wurttembergs. Stuttgart, 1987. 528 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 XII 1994

SUMMARY

The lichen flora of arboreta of St. Petersburg and its environs was investigated. The special attention was paid to the study of lichens on introduced trees. 84 lichen species were found, most of them were widespread species. The lichens preferred the local tree species, if they grow on introduced trees they preferred those native to Asia. Introduction may affect the epiphytic lichen distribution those which do not grow on trees in their area were found in arboreta. The negative influence of pollution and positive influence of complex species composition of trees on lichens in arboreta are noted.

УДК 581.557.24 : 582.594.2 (571.63)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

И. В. Татаренко

МИКОРИЗА ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) ПРИМОРСКОГО КРАЯ

I. V. TATARENKO. MYCORRHIZA OF ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) OF PRIMORYE TERRITORY

Описаны микоризные взаимоотношения 31 вида орхидных Приморского края. На основе количественных исследований интенсивности развития микоризы в корнях орхидных установлены зависимости между жизненной формой орхидеи, экологическими условиями и особенностями развития микоризы.

Известно, что микоризные связи с почвенными грибами необходимы для прорастания мельчайших семян орхидных. Значение микоризы для орхидей, формы взаимодействия симбионтов, физиологические особенности грибов и их потребности в питании достаточно подробно изучены и описаны в многочисленных работах. Предположение о строгой видоспецифичности гриба и высшего растения (Bernard, 1905) для большей части видов орхидных впоследствии не подтвердилось (Curtis, 1937; Hadley, 1970; Tsutsui, Tomita, 1988, и др.). Однако в приуроченности орхидных к определенным типам местообитаний отражается экология их грибных симбионтов, которая слабо изучена вне связи с распространением орхидей (Curtis, 1939); грибы же распространены в фитоценозах значительно шире, чем орхидные (Downie, 1943). Прорастание семян эвритопных орхидей в самых разнообразных местообитаниях свидетельствует о широкой экологической приуроченности грибных симбионтов и (или) об отсутствии видоспецифичности гриба и растения.

Зависимость высшего растения от гриба изменяется в ходе онтогенеза. Прорастание семян и питание протокормов обычно обеспечиваются микоризными грибами. Взрослые же растения фотосинтезирующих орхидных способны существовать практически без симбиотической связи с грибами. Однако многие виды сохраняют связь с грибами в ходе всего онтогенеза. Бесхлорофилльные орхидные нуждаются в присутствии своего симбионта на протяжении всего жизненного цикла. Тип питания этих орхидей предложено называть холомикотрофией (Крюгер, Шардакова, 1980; Селиванов, 1981). Возможность существования некоторых орхидей в состоянии вторичного покоя принято связывать с наличием микоризы (Вахрамеева, Денисова, 1988).

Автотрофные орхидеи инфицированы грибом в разной степени. С увеличением площади листовой поверхности, мощности корневой и проводящей систем растений обычно уменьшается степень их сапротрофности, и взрослые особи вполне могут обходиться без гриба (Burgeff, 1936). С этим правилом согласуется уменьшение интенсивности микоризной инфекции от ювенильных особей к генеративным (Сизова, Вахрамеева, 1984). Среди автотрофных орхидей выделяют 4 группы по постоянству и регулярности образования микоризы (Harvais, 1974; Salmia, 1989): 1) постоянно и регулярно инфицирующиеся; 2) более или менее регулярно инфицирующиеся; 3) слабо инфицирующиеся; 4) очень редко инфицирующиеся (или микориза отсутствует). В настоящей работе мы предприняли попытку проследить за закономерностями микоризообразования у 31 вида орхидных Приморского края, относящихся к 11 типам жизненных форм (Татаренко, 1994).

Материал и методика

На территории Приморского края нами была изучена микориза у 31 из 42 произрастающих там видов орхидных. Изучение микоризы было проведено на материале, фиксированном в 70 %-м спирте. Подземные органы и корни (по 5 корней от 5 особей каждого возрастного состояния в разных типах местообитаний) собирали в течение сезона вегетации с апреля по ноябрь. Степень микотрофности определяли при обработке корней по методике, описанной И. А. Селивановым (1981). Степень развития микоризной инфекции и ее распределение в корневой системе отдельных растений выражали через частоту встречаемости (F) и интенсивность (C) микоризной инфекции (Селиванов, 1981). Кроме того, мы предлагаем использовать коэффициент однородности микоризной инфекции для оценки степени равномерности развития инфекции по всей длине корня:

$$A = \frac{C}{F} = \frac{\sum_{i=1}^{5} n_i \cdot i}{n \cdot K},$$

где n — число полей зрения, в которых обнаружен гриб, n_1 — число полей зрения с баллом 1, n_2 — число полей зрения с баллом 2 и т. д., K — наивысший балл шкалы учета. Оценка количества гриба в каждом поле зрения проведена по 5-балльной шкале (Селиванов, 1981). Чем ближе к 1 значение коэффициента A, тем меньше разброс в балловой оценке степени инфицированности корней данного растения, тем однороднее развита микориза по всей длине корня. Частота встречаемости позволяет констатировать лишь присутствие или отсутствие микоризы, но не отражает ее количественные изменения по длине корня. Показатели C и A

оказались наиболее информативными для характеристики микоризообразования орхидных, поэтому широко использованы в работе.

Результаты и их обсуждение

У всех автотрофных орхидей обнаружена толипофаговая эндомикориза, а у *Neottia asiatica* Ohwi и *N. papilligera* Schlechter — эумицетная птиофаговая эндомикориза (по классификации Селиванова (1981)). Гриб содержится в клетках коровой паренхимы в корнях, а также в тонких «корневых» окончаниях стеблекорневых тубероидов. В осевой части тубероида и в корневище гифы отсутствуют. Лишь у *Goodyera repens* (L.) R. Br. заражена почти вся осевая часть вплоть до розетки листьев (табл. I, *1*). Другими отличительными особенностями микоризы *G. repens* являются строгая видоспецифичность гриба и растения (Alexander, Hadley, 1983), постоянная реинфекция корней в течение всего года (Alexander, Alexander, 1984), высокий уровень микотрофности (40—60 %) и значительная однородность микоризной инфекции (0.83) (табл. 1). В связи с наличием целой совокупности столь специфических признаков микоризы у *G. repens* подтверждается уникальность жизненной формы этой вечнозеленой орхидеи среди остальных орхидных умеренной зоны.

По особенностям микосимбиотрофизма к *G. repens* довольно близки микотрофные орхидеи, например виды рода *Neottia*. Паразитический характер взаимодействия с грибом сохраняется у этих орхидных в ходе всего их онтогенеза. В наружных слоях коры гриб образует сравнительно плотные клубки гиф (пелотоны), переваривание содержимого гиф происходит во внутренних слоях, как у *Neottia papilligera* (табл. I, *2*). Интенсивность микоризной инфекции и ее однородность очень высоки ($C = 70—90$ %, $A = 0.85$). Заражение грибом корней происходит при длине корня 0.5 см (табл. 1).

Жизненные формы корневищных автотрофных орхидей несколько различаются по особенностям микосимбиотрофизма. У изученных нами короткокорневищных орхидных (*Cypripedium macranthon* Sw., *Epipactis papillosa* Franch. et Savat., *Cephalanthera longibracteata* Blume, *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl.) микориза формируется очень медленно, выражена слабо или совсем отсутствует на автотрофной стадии (табл. 1), что характерно и для многих других короткокорневищных наземных орхидных (Burgeff, 1936, 1959; Харли, 1963; Scrugli et al., 1986). В молодых слабо инфицированных корнях гриб находится в форме гиф, которые проходят через клетки, не образуя пелотонов или формируя рыхлые клубки. В темно окрашенных участках старых корней, где микориза развита лучше всего, преобладают переваренные остатки гиф (табл. I, *3*), что наблюдалось и другими исследователями (Nieuwdorp, 1972). Грибы проникают в многолетние корни на 2—3-й год жизни корней и продолжают медленно распространяться по ним в течение нескольких лет. Этим объясняются отсутствие грибов в корнях молодых растений *Oreorchis patens* и увеличение инфицированности взрослых особей (табл. 2). По нашим данным, сезонность заражения и переваривания в таких корнях четко не выражена.

Видоизменение корней *Cephalanthera longibracteata* под воздействием гриба мы обнаружили в 1985 г. У некоторых особей на длинных тонких старых корнях, интенсивность микоризной инфекции в которых обычно невелика ($C = 7—12$ %), образуются ответвления и булавовидные утолщения, где $C = 95$ % (см. рисунок). Гриб находится в утолщениях в форме полупереваренных пелотонов и заполняет все клетки коровой паренхимы. Булавовидные утолщения корней и их окончаний были описаны для рода *Didymoplexis* (Burgeff, 1936), для *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. (Nilsson, 1979) и представителей семейств *Polygonaceae*, *Rosaceae* (Максимова, 1985). Разветвления старого корня с повышенным содержанием гриба ($C = 20—30$ %) мы наблюдали и у особи *C. longifolia* (L.) Fritsch в 1992 г. в Подмосковье. Мы предполагаем, что именно эти короткие

ТАБЛИЦА 1

Некоторые характеристики микоризообразования в зависимости от типа запасающих органов орхидных

Тип запасающих органов (в скобках — представитель соответствующей жизненной формы)	Интенсивность микоризной инфекции C, %	Частота встречаемости микоризной инфекции *F*, %	Коэффициент однородности инфекции *A*	Характеристика пелотонов	Длина корней к началу заражения, см	Сезонность заражения корней
Короткое корневище (*Cephalanthera longibracteata*)	0—12	0—25	0.45	Рыхлые	5—10	Нерегулярно в течение года
Длинное корневище (*Cypripedium guttatum*)	8—30	12—55	0.63	»	3—7	То же
Корневище с несколькими утолщенными междоузлиями (*Oreorchis patens*)	0—25	0—55	0.54	»	5—7	» »
Корневище с одним утолщенным междоузлием (*Liparis japonica*)	0—2—45	0—60	0.68	»	2—3	Весна
Корневище вертикальное с побегообразующими корнями (*Pogonia japonica*)	7—45	10—70	0.57	»	5—10	Нерегулярно в течение года
Корневище вертикальное с запасающими корнями (*Spiranthes sinensis*)	30—60	35—80	0.78	»	1.5—2	Весна, осень
Ползучие побеги (*Goodyera repens*)	40—60	45—70	0.83	»	0.5	В течение всего года
Сферические тубероиды на длинных столонах (*Habenaria radiata*)	45—95	50—98	0.95	»	1.5—2	Весна
Сферические тубероиды на коротких столонах (*Habenaria linearifolia*)	40—80	50—80	0.85	»	2—3	»
Столоновидные тубероиды (*Tulotis ussuriensis*)	30—70	40—85	0.79	»	2—4	Весна, осень
Корневище микотрофных орхидей (*Neottia papilligera*)	70—90	85—98	0.85	»	0.5	В течение всего года

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность микоризной инфекции, %, у особей разных возрастных состояний

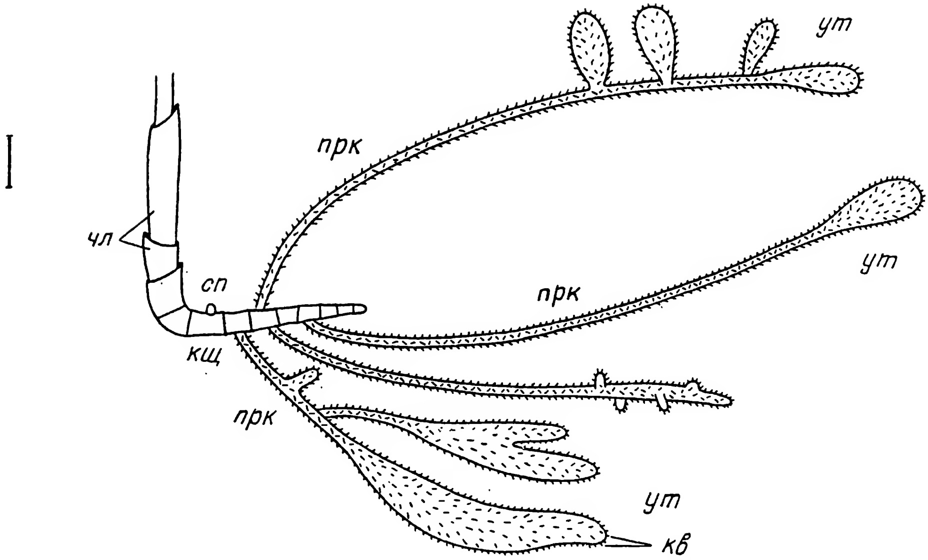
Виды	Возрастные состояния			
	ювенильное	имматурное	взрослое вегетативное	генеративное
Spiranthes sinensis	74.5	37.5	31.7	35
Tulotis ussuriensis	37.6	23.3	25.6	23.9
Platanthera hologlottis	42.3	48.1	28.5	46.5
Habenaria linearifolia	9.6	10	44	17.8
Habenaria radiata	97	65	50	80
Herminium monorchis	3	21.5	27.8	41.7
Malaxis monophyllos	0	0	0	0.4
Liparis makinoana	2.2	3.2	44.5	34.9
Cypripedium guttatum	6.6	2.2	41.8	27.1
Epipactis thunbergii	0	0	—	52
Oreorchis patens	0	0	0	2.9

ответвления корней некоторые исследователи принимают за придаточные почки на корнях, когда описывают вегетативное размножение короткокорневищных орхидных (Ziegenspeck, 1936; Summerhayes, 1951). Возможно, у короткокорневищных орхидных разветвление корней и утолщение ответвлений связаны с ослаблением организма растения и переходом его в состояние вторичного покоя. S. Nilsson (1979) отмечает способность растений *Cephalanthera* длительно вести подземный образ жизни.

Длиннокорневищные орхидные (*Cypripedium guttatum* Sw., *Epipactis thunbergii* A. Gray) заражаются грибом в несколько большей степени, чем короткокорневищные виды (табл. 1). Интенсивность заражения сильно варьирует у разных особей в одной популяции, увеличиваясь с их возрастом (табл. 2). Корни как бы «накапливают» гриб в течение 5—6 лет, и в старых корнях взрослых растений интенсивность микоризной инфекции может достигать 40—50 %. Грибы проникают в корень лишь при достижении им определенной длины. Так, в молодых корнях *C. guttatum* длиной менее 4 см $C = 0$ %, а в корне длиной 7 см $C = 5$ %.

У корневищных растений с одним бульбовидно утолщенным междоузлием на каждом побеге (табл. 1) корни живут 1—3 года. Корни заражаются весной вскоре после образования. Развитие микоризы в них происходит довольно быстро по сравнению с многолетними корнями других корневищных орхидных, однако пелотоны формируются такие же рыхлые (табл. II, *1*). Степень инфекции у взрослых особей *Liparis japonica* (Miq.) Maxim. достигает 25—55 %. Возрастание инфицированности особей в ходе онтогенеза отмечено и у *L. makinoana* Schlechter (табл. 2). Практически свободными от гриба остаются на автотрофной стадии особи *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (табл. 2). Слабая инфекция ($C =$ $= 12$ %) наблюдается и у *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, хотя в литературе встречаются предположения о полной зависимости этой болотной орхидеи от грибов в ходе всего ее онтогенеза (Summerhayes, 1951; Nilsson, 1979). В тонкие, недолго живущие участки корневища, расположенные между псевдобульбами, гриб не проникает, как и во все осевые подземные органы орхидных независимо от их толщины (исключение составляют *Goodyera repens* и некоторые микотрофные орхидеи).

Виды с вертикальным корневищем и длинными побегообразующими корнями — *Pogonia japonica* Reichenb. fil. и дальневосточные виды рода *Listera* — являются слабомикотрофными растениями (табл. 1). В молодых корнях у них $C = 12—25$ %, $A = 0.57$, сезонность инфицирования корней не выражена. Эти корни по строению несколько напоминают стеблекорневые тубероиды (Dressler, 1981); наличие элементов стеблевой структуры в корне и образование прида-



Микоризные образования на корнях *Cephalanthera longibracteata*.

кв — корневые волоски, *кщ* — корневище, *прк* — придаточные корни, *сп* — спящая почка, *ут* — микоризные утолщения корней, *чл* — чешуевидные листья. Масштабная линейка — 1 см.

точных почек на корнях ограничивают возможность распространения гриба. В тонком вертикальном корневище этих орхидей гриб отсутствует.

Бóльшая часть корневищных орхидных — это растения с большой площадью листовой поверхности, длинными многолетними корнями, имеющими хорошо развитую проводящую систему и узкие клетки коровой паренхимы. В корнях корневищных орхидей интенсивность и частота встречаемости микоризной инфекции обычно невысоки. Заражение корней происходит лишь при достижении ими 3—10 см длины. У молодых растений грибы часто отсутствуют, а иногда $C = 2$—6 % (табл. 2). Мицелий в корне распределяется равномерно. На разных участках длинной (до 10—15 см) всасывающей зоны корня интенсивность инфекции варьирует от 0 до 50 %. Почти все корневищные орхидеи характеризуются весьма узкой экологической приуроченностью.

Другую группу изученных орхидей составляют растения со стеблекорневыми тубероидами (роды *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Tulotis*, *Galearis*, виды *Habenaria linearifolia* Maxim., *H. radiata* Spreng., *Herminium monorchis* (L.) R. Br.) и *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames — представитель жизненной формы с коротким вертикальным корневищем и запасающими корнями. Сочные корни перечисленных видов несколько утолщены, с многослойной коровой паренхимой и слабо развитой проводящей системой. Грибы проникают в корни этих орхидных уже при длине корня 1.5—2 см, и инфекция развивается быстро и равномерно. Корни существуют 0.5—1 год (у *S. sinensis* — до 3—4 лет), гифы в них образуют довольно плотные пелотоны (табл. II, *2*, *3*). Высокая скорость и относительная стабильность микоризных процессов выражаются в значительной однородности развития инфекции ($A = 0.85$—0.95) (табл. 1). Интенсивность инфекции велика во всех возрастных состояниях (табл. 2) и составляет 25—80 %. При этом все же наблюдается тенденция к ее сокращению от ювенильных растений к генеративным. Вместе с тем у ювенильных растений корни иногда остаются совсем не инфицированными в связи с малой их длиной: например, у *S. sinensis* в корне длиной 2.5 см $C = 74.5$ %, а в корне длиной менее 1 см $C = 0$ %.

Переваривание пелотонов начинается вскоре после их образования, на что указывал еще H. Burgeff (1936). Один сезон заражения и переваривания наблюдается у жизненных форм орхидных со сферическими тубероидами (роды *Habenaria*, *Herminium*). Новые корни образуются весной, и переваривание вместе с частичной повторной инвазией продолжается до отмирания корней осенью. Наши наблюдения соответствуют данным A. Burges (1939) для рода *Orchis*. Два сезона переваривания, описанных у *Dactylorhiza* (Vermeulen, 1947), имеют место у всех орхидных с пальчатыми (род *Gymnadenia*), веретеновидными (род *Platanthera*) и столоновидными (роды *Tulotis*, *Galearis* и вид *Platanthera hologlottis* Maxim.) тубероидами. Молодые корни у этих растений образуются уже к началу осени, и вслед за заражением происходит осенне-зимнее переваривание пелотонов. Весной проникновение грибов в корень вновь заметно интенсифицируется, и второй весенне-летний сезон переваривания продолжается до отмирания корней.

Долгое время оставалась неясной судьба грибного симбионта после отмирания корней. Исследовав мацерированные препараты отмирающих корней и столоновидных органов *Tulotis ussuriensis* (Regel et Maak) Hara, собранных 15 ноября, мы установили наличие в них хорошо развитого септированного мицелия в виде гиф и пелотонов. Очевидно, грибы используют отмирающие ткани корня для своего питания. В старых корнях корневищных орхидных гриб находится преимущественно в неактивной форме в виде полностью или частично переваренных пелотонов.

Предполагалось, что в состоянии вторичного покоя орхидеи могут находиться именно вследствие наличия микоризы (Вахрамеева, Денисова, 1988). Доказано, что микотрофия постоянно присутствует у бесхлорофилльных орхидей и протокормов автотрофных видов (Харли, 1963). Наши исследования также показали наличие крупных пелотонов в базальной части протокормов *Habenaria linearifolia*, *Platanthera extremiorientalis* Nevski, *Liparis krameri* Franch. et Savat., *Spiranthes sinensis* и в корнях бесхлорофилльного вида *Neottia papilligera*. У обнаруженных нами покоящихся генеративных особей *Oreorchis patens* и *Platanthera ophrydioides* Fr. Schmidt в корнях и в длинном окончании тубероида содержались полностью переваренные пелотоны. Живые гифы, способные поставлять питательные вещества, не отмечены. Степень микоризной инфекции в корнях особей, находившихся в состоянии вторичного покоя, сравнительно невелика ($C = 25—37$ %), тогда как у протокормов и микотрофных видов она обычно составляет 80—98 %. Наиболее вероятно, что во время вторичного покоя особь существует за счет запасных питательных веществ, содержащихся в клубнях и корнях, а не за счет микоризных грибов, как считалось ранее.

Интенсивность микоризообразования в значительной степени связана с экологической приуроченностью орхидных (табл. 3). На богатых субстратах пойменных болот и в нарушенных местообитаниях, подвергающихся ежегодному выжиганию, интенсивность инфекции у генеративных растений *Spiranthes sinensis* гораздо выше, чем на эродированном склоне с супесчаными почвами. Корни растений *Tulotis ussuriensis*, собранных в пойменном лесу, были инфицированы гораздо сильнее, чем корни особей того же возрастного состояния, произраставших на суглинистых и супесчаных почвах. *Herminium monorchis*, обнаруженный на каменистом склоне сопки, был гораздо меньше инфицирован, чем особи, обитающие на выжигаемом лугу. Корни генеративных особей *Cypripedium guttatum* на сухих песчаных почвах не имели грибов; на богатых почвах в широколиственном лесу $C = 9$ % в нарушенном местообитании, подвергающемся ежегодному выжиганию, $C = 32$ %. Таким образом, экологические характеристики местообитаний, особенно увлажнение и богатство почв, влияют на интенсивность развития инфекции в корнях орхидных.

Однако жизненная форма растения-хозяина остается определяющей для основных микосимбиотических процессов. Рассмотрим несколько примеров, под-

ТАБЛИЦА 3

Интенсивность микоризной инфекции, %, некоторых орхидных в зависимости от типа местообитания

Виды	Тип местообитания		
	хорошо увлажненные богатые почвы	сухие бедные почвы	нарушенные
Spiranthes sinensis	96	25	32
Cypripedium guttatum	9	0	27
Tulotis ussuriensis	80	41	14
Herminium monorchis	—	3	25

тверждающих это положение. На юге Приморского края, близ ст. Рязановки, в разнотравно-злаковом редколесье из дуба зубчатого были изучены совместно произрастающие ценопопуляции 5 видов орхидных, принадлежащих к разным жизненным формам. Интенсивность микоризной инфекции изучали на корнях генеративных растений, собранных одновременно. У орхидных, относящихся к различным жизненным формам, степень инфекции оказалась различной: 1) длиннокорневищный *Cypripedium guttatum* — $C = 0—16$ %; 2) *Liparis makinoana* с недолго живущим корневищем и одним утолщением на каждом ортотропном побеге — $C = 34$ %; 3) *Spiranthes sinensis* с коротким вертикальным корневищем и запасающими утолщенными корнями — $C = 55$%; 4) *Herminium monorchis* со сферическими тубероидами на длинных столонах — $C = 76$ %; 5) *Tulotis ussuriensis* со столоновидными тубероидами — $C = 65$ %. В одном местообитании на ограниченной территории, где предположительно одинаковые видовой состав и активность почвенных грибов, уровень микотрофности значительно выше у видов со стеблекорневыми тубероидами и запасающими корнями, чем у корневищных растений. Лугово-болотные клубневые виды *Habenaria linearifolia* и *H. radiata* отличаются сильной микотрофностью ($C = 50—95$ %) по сравнению с корневищными болотными орхидеями *Pogonia japonica*, *Hammarbya paludosa* ($C = 7—12$ %). *Tulotis fuscescens* (L.) Czer. со столоновидными тубероидами, произрастающий в тенистых долинных кедрово-широколиственных лесах вместе со слабомикотрофными корневищными *Oreorchis patens* ($C = 0—7$ %) и *Liparis japonica* ($C = 2—25$ %), инфицирован значительно сильнее ($C = 67$ %).

Таким образом, основной показатель микосимбиотрофизма — интенсивность микоризной инфекции в одном и том же местообитании — всегда выше у видов со стеблекорневыми тубероидами, чем у корневищных орхидных. У эвритопных видов этот показатель увеличивается на более богатых и влажных субстратах. Другие характеристики микоризы, такие как скорость образования и переваривания пелотонов, их плотность, продолжительность существования микоризы, однородность и сезонность ее развития, изменение этих показателей в ходе онтогенеза орхидных, зависят исключительно от жизненной формы орхидных.

У автотрофных орхидных со стеблекорневыми тубероидами, с запасающими корнями, с ползучими побегами, как и у микотрофных видов, микоризные связи сохраняются в ходе всего их онтогенеза. У большей части корневищных орхидей микориза образуется менее интенсивно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Некоторые особенности биологии и динамика численности ценопопуляций двух видов рода *Platanthera* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 3. С. 87—92.

Крюгер Л. В., Шардакова О. Н. Микосимбиотрофизм орхидных и некоторые вопросы их биологии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 20—28.

Максимова Т. А. Микоризы горно-тундровых растений Хакасии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1985. С. 16—27.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 231 с.

Сизова Т. П., Вахрамеева М. Г. Особенности микоризы любки двулистной и ятрышника Фукса в зависимости от их возрастного состояния // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1984. № 2. С. 27—32.

Татаренко И. В. Морфология побеговых систем и жизненные формы орхидных Приморского края // Бюл. ГБС РАН. 1994. Вып. 170. С. 59—72.

Харли Дж. Л. Биология микоризы // Микориза растений. М., 1963. С. 1—195.

Alexander C., Alexander J. Seasonal changes in populations of the orchid *Goodyera repens* Br. and it's mycorrhizal development // Trans. Bot. Soc. Edinb. 1984. Vol. 44. N 3. P. 219—227.

Alexander C. E., Hadley G. Variation in symbiotic activity in Rhizoctonia isolates from *Goodyera repens* mycorrhizas // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1983. Vol. 80. N 1. P. 99—106.

Bernard N. Nouvelles especes d'endopyte d'Orchidées // C. R. Acad. Sci. Paris. 1905. Vol. 140. P. 1272—1273.

Burgeff H. Samenkeimung der Orchideen. Jena, 1936. 312 S.

Burgeff H. Mycorrhiza of orchids // The Orchids. A scientific survey / Ed by C. L. Withner. N. Y., 1959. P. 361—395.

Burges A. The defensive mechanism in orchid mycorrhiza // New Phytol. 1939. Vol. 38. N 4. P. 273—283.

Curtis J. T. Non-specificity of orchid mycorrhizal fungi // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1937. Vol. 36. P. 43—44.

Curtis J. T. The relation of the specificity of orchid mycorrhiza fungi to the problem of symbiosis // Amer. J. Bot. 1939. Vol. 26. P. 390—398.

Downie P. G. The source of the symbiont of *Goodyera repens* // Trans. Bot. Soc. Edinb. 1943. Vol. 33. P. 383—390.

Dressler R. L. The orchids. Natural history and classification. Cambridge etc., 1981. 332 p.

Hadley G. Nonspecificity of symbiotic infection in orchid mycorrhiza // New Phytol. 1970. Vol. 69. P. 1015—1023.

Harvais G. Notes of the biology of some native orchids of Tunder Bay, their endophytes and symbionts // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 451—460.

Nieuwdorp P. J. Some observations with light and electron microscope on the endotrophic mycorrhiza of orchids // Acta Bot. Neerl. 1972. Vol. 21. P. 128—144.

Nilsson S. Orchids of Northern Europe. Harmondsworth, 1979. 146 p.

Salmia A. Features of endomycorrhizal infection of chlorophyllfree and green froms of *Epipactis helleborine* (*Orchidaceae*) // Ann. Bot. Fenn. 1989. Vol. 26. N 1. P. 15—26.

Scrugli A., Riess S., Melis F. Contributo alla conoscenza delle micorrize nelle *Orchidaceae* della Sardegna // Mycol. Ital. 1986. Vol. 15. P. 61—68.

Summerhayes V. S. Wild orchids of Britain. London, 1951. 366 p.

Tsutsui K., Tomita M. Differences in the symbiotic capacity among isolates of mycorrhizal fungi on some terrestrial orchids // J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 1988. Vol. 63. N 4. P. 345—353.

Vermeulen P. Studies on Dactylorchis. Ph. D. Diss. Univ. Amsterdam, 1947. 180 p.

Ziegenspeck H. *Orchidaceae* // Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1936. Vol. 1. Pt 4. P. 1—840.

Московский педагогический государственный
университет им. В. И. Ленина

Получено 16 VIII 1994

SUMMARY

Mycorrhiza of 31 species orchids of Primorye Territory is described. The intensity of mycorrhizal infection was quantitatively determinated. Certain correlations were established among the life-forms, environmental conditions and patterns of mycorrhiza development.

УДК 581.331.2 : 582.572.224 © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

В. Н. Косенко, О. Ю. Свенторжецкая

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ РОДА *EREMURUS* (*ASPHODELACEAE*)

V. N. KOSENKO, O. Yu. SVENTORZHETSKAYA. POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *EREMURUS* (*ASPHODELACEAE*)

Изучена морфология пыльцы 31 вида рода *Eremurus* с использованием светового и сканирующего электронного микроскопов. Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, своеобразной (в очертании с полюса от гантелевидной до прямоугольной) формы, с мелкосетчатой и сетчатой поверхностью экзины. Палинологически род *Eremurus* достаточно однороден; необходимость восстановления родов *Ammolirion*, *Henningia* и *Selonia* по результатам палинологических исследований не подтверждается.

В роде *Eremurus* Bieb., являющемся типичным представителем ирано-туранской флоры, насчитывается 60—70 видов (Хохряков, 1965; Егорова, 1982). Виды этого рода произрастают на юго-востоке Европы (Крым, юго-восток Украины) и в Азии (от Средиземноморского побережья до запада Центральной Азии). Наибольшее разнообразие видов сосредоточено в Памиро-Алае и Северном Афганистане.

Первую классификацию рода *Eremurus* дал J. Baker (1877). Он разделил род на 3 подрода — *Eremurus*, *Ammolirion* и *Henningia*; 2 последних ранее были описаны как самостоятельные роды (Karelin, Kirilow, 1842). В системе Baker основным признаком, позволяющим разграничивать подроды, считалась длина тычинок, а вернее соотношение длины тычинок и околоцветника. Согласно Baker, у видов подрода *Eremurus* длина тычинок в 2—3 раза превышает длину околоцветника, у видов подрода *Ammolirion* тычинки незначительно длиннее околоцветника, а у видов подрода *Henningia* они по длине почти равны лепесткам околоцветника или даже короче их. При этом Baker признал описанный ранее (Regel, 1873) и близкий к *Eremurus* род *Selonia* Regel et Herd.

Несколько иной вариант системы рода *Eremurus* был предложен E. Boissier (1884). В данном случае при разделении рода на группы видов автор, кроме длины тычинок, использовал и другие морфологические признаки, а именно форму околоцветника и количество жилок на его лепестках. Boissier выделил в роде *Eremurus* 4 секции — *Eueremurus*, *Ammolirion*, *Trochanthus* и *Henningia*. Вслед за Baker Boissier также признал род *Selonia*. В то же время G. Bentham и J. Hooker (1883) считали, что *Selonia* должен быть включен в объем рода *Eremurus*.

Систему Boissier почти полностью приняли O. Fedtschenko (1909), K. Krause (1930) и Б. Федченко (1935). А. Введенский (1941, 1963) при обработке рода *Eremurus* для «Флоры Узбекистана» и «Флоры Таджикской ССР» установил 3 секции — *Eueremurus*, *Ammolirion* и *Henningia*; по его мнению, виды, выделяемые в секцию *Selonia*, должны быть включены в секцию *Eueremurus*. Среди последних публикаций, посвященных таксономии рода *Eremurus*, необходимо отметить работу P. Wendelbo (1964), в которой для территории Юго-Западной Азии приводится еще один вариант системы этого рода. Wendelbo разделил род *Eremurus* на 2 подрода, в каждом из которых выделил по 2 секции: в подроде *Eremurus* — sect. *Eremurus* и sect. *Ammolirion*, в подроде *Henningia* — sect. *Henningia* и sect. *Trochanthus*.

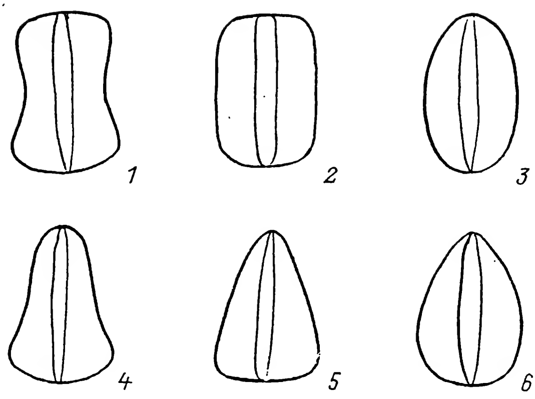
Должного внимания заслуживают исследования, проведенные А. П. Хохряковым (1964, 1965). В монографической обработке рода *Eremurus* (Хохряков, 1965) приведены морфолого-биологические особенности эремурусов, их ареалы и ключ для определения отдельных видов. Были комплексно изучены эремурусы в природе и в культуре, выявлены различия в строении их цветка (размеры, окраска, строение околоцветника, длина тычинок), а также установлены сроки и последовательность созревания тычинок и лепестков. Хохряков пришел к выводу о необходимости восстановления описанных ранее родов *Ammolirion* Kar. et Kir., *Selonia* Regel et Herd., *Henningia* Kar. et Kir. и значительного уменьшения объема рода *Eremurus*. Точка зрения Хохрякова не была принята последующими авторами (Чубарова, 1982; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987). В новейшем справочном издании (Brummitt, 1992) род *Eremurus* приводится также в его широком понимании.

Настоящая работа посвящена изучению морфологии пыльцы рода *Eremurus* s. l. с целью получения дополнительных данных для решения систематических проблем. Специальных публикаций по морфологии пыльцевых зерен рода *Eremurus*, выполненных в сравнительном плане на большом достоверном материале и на современном уровне, нет. Изучено строение экзины отдельных видов при помощи светового микроскопа (Куприянова, 1948, 1983; Гладкова, Самойлович, 1954; Radulescu, 1972—1973; Schulze, 1975; Рябкова, 1987). В литературе были отмечены некоторые морфологические признаки оболочки пыльцы эремуруса, имеющие таксономическое значение. Так, А. Н. Гладкова и С. Р. Самойлович (1954), описывая форму пыльцевых зерен, обратили внимание на вариабельность их очертаний, деталей строения борозды и характера скульптуры. Изучена с помощью СМ и подробно охарактеризована пыльца 15 видов *Eremurus* флоры Таджикистана (Рябкова, 1987). Лишь для вида *E. spectabilis* Л. А. Куприяновой (1983) были опубликованы микрофотографии, полученные ею с помощью сканирующего электронного микроскопа; однако детали поверхности экзины не приведены в описании и соответственно не использованы при сравнении с другими видами.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили образцы из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Изучена пыльца 31 вида *Eremurus* с помощью светового (СМ; NF-Zeiss) и сканирующего электронного (СЭМ; Jeol, JSM-35C) микроскопов. С помощью СМ исследованы ацетолизированные пыльцевые зерна; препараты приготовлены по общепринятой методике, впервые предложенной G. Erdtman (1943). В СЭМ исследована необработанная пыльца. Типы сетчатой экзины выделены согласно принятой ранее терминологии (Praglowski, Punt, 1973; Косенко, 1987).

Исследованные образцы. *E. afghanicus* Gilli: E. Afghanistan, 1968, № 35391, P. Wendelbo. *E. aitchisonii* Baker: Таджикистан, Бабатаг, 1986, В. Косенко. *E. alberti* Regel: Таджикистан, хр. Таун-Тау, 1960, № 380, Т. Рябова. *E. altaicus* (Pall.) Stev.: Восточный Казахстан, р. Кара-Су, 1958, № 126, Р. Камелин. *E. anisopterus* (Kar. et Kir.) Regel: Казахстан, плато Мангышлак, 1980, № 145, И. Сафронова. *E. brachystemon* Vved.: Таджикистан, 1957, № 118, Г. Григорьев. *E. bucharicus* Regel: Таджикистан, окр. Куляба, 1935, № 6, А. Введенский. *E. candidus* Vved.: Южный Таджикистан, кишлак Тут-Каул, 1966, Т. Рябова. *E. caucasicus* Stev.: Iran, near Teheran, 1960, N 2875, E. Brown. *E. comosus* O. Fedtsch.: Южный Таджикистан, кишлак Баг на р. Пяндж, 1960, № 824, В. Бочанцев, Т. Егорова. *E. cristatus* Vved.: Южный Таджикистан, Таласский Алатау, 1958, № 574, И. Губанов и др.; Киргизия, Тогуз-Тарау, 1910, № 415, А. Михельсон. *E. elwesii* M. Micheli: Ферганская обл., Ошский уезд, 1892, № 319, О. Кнорринг. *E. fuscus* (O. Fedtsch.) Vved.: Киргизия, Ферганский хр., р. Яссы, 1965, М. Пряхин. *E. hilariae* M. Pop. et Vved.: Узбекистан, окр. Ташкента, 1954, № 31, С. Юзепчук, Е. Сергиевская. *E. hissaricus* Vved.: Таджикистан, Гиссарский хр., 1964, В. Грубов, Р. Камелин. *E. iae* Vved.: Узбекистан, гора Ходжа-Борку, 1911, № 282, sine coll. *E. inderiensis* (Stev.) Regel: Западный Казахстан, Уральская обл., 1904, № 5221, В. Дубенская; Тургайская обл., 1914, № 523, Десятова. *E. kaufmannii* Regel: Узбекистан, Гиссарский хр., верховья р. Катта-Уру, 1913, № 1925, А. Михельсон; Ферганская обл., Ошский уезд, 1913, № 492, О. Кнорринг. *E. korolkowii* Regel: Узбекистан, пустыня Кызылкум, 1964, № 49, В. Бочанцев, А. Тахтаджян. *E. korshinskyi* O. Fedtsch.: Таджикистан, р. Каферксин, 1961, № 787, Ю. Сосков, С. Юнусов. *E. lactiflorus* O. Fedtsch.: Казахстан, ущелье Кара-Узень, верховья р. Баялдыр, 1979, № 1116, Р. Камелин и др. *E. luteus* Baker: Туркмения, Бадхыз, 1976, № 53, В. Бочанцев. *E. olgae* Regel: Afghanistan, prov. Baghlan, 1969, N 1443, T. Hewer. *E. parviflorus* Regel: Таджикистан, Бабатаг, 1986, В. Косенко. *E. pubescens* Vved.: Узбекистан, Гиссарский хр., верховья р. Шаргунь, 1988, В. Шнеер. *E. regelii* Vved.: Таджикистан, Кураминский хр., 1963, № 437, В. Никитин, Ю. Сосков. *E. robustus* (Regel) Regel: Киргизия, Чаткальский хр., 1928, № 173, Н. Дзенс-Литовская; Или—Прибалхашье,



Очертания пыльцевых зерен в роде *Eremurus* (по: Рябкова, 1987).

1 — гантелевидные, *2* — прямоугольные, *3* — эллиптические, *4* — грушевидные, *5* — треугольные, *6* — яйцевидные.

1903, № 417, В. Липский. *E. sogdianus* (Regel) Franch.: Таджикистан, Могол-Тау, 1967, № 30, В. Павлов. *E. stenophyllus* (Boiss. et Buhse) Baker: Таджикистан, Бабатаг, 1986, В. Косенко; Afghanistan, Samangan, 1969, N 1135, T. Hewer. *E. suworowii* Regel: Afghanistan, prov. Takhar, 1965, N 10566, D. Podlech. *E. turkestanicus* Regel: Таджикистан, Кураминский хр., 1963, № 438, В. Никитин, Ю. Сосков.

Результаты и обсуждение

В результате проведенного нами исследования были подтверждены и значительно дополнены уже имеющиеся в литературе палинологические данные. Характеристика пыльцевых зерен изученных видов рода *Eremurus* приведена в таблице.

Пыльцевые зерна *Eremurus* 1-бороздные, эллипсоидальные, с закругленными или заостренными концами, в очертании с полюса от гантелевидных, прямоугольных и эллиптических до грушевидных, почти треугольных иди яйцевидных (см. рисунок); размер пыльцевых зерен средний (у большей части видов) или незначительно крупнее (размер большого экваториального диаметра у *E. alberti*, *E. anisopterus*, *E. elwesii*, *E. kaufmannii*, *E. luteus*, *E. suworowii* лишь немного превышает 50.0 мкм). Борозда дистальная, длинная, как правило, доходит до концов пыльцевого зерна (табл. I, *6*, *8*, *10*, *12*, *13*), реже более короткая (табл. I, *3*; II, *1*, *5*); у пыльцевых зерен *E. robustus* концы борозды заходят на проксимальную сторону (табл. II, *3*); по ширине борозда может быть от щелевидной до очень широкой (у *E. robustus* она до 15.4 мкм). (У некоторых видов наряду с достаточно широкой встречается и щелевидная борозда). Эта особенность в строении борозд установлена как у ацетолизированных, так и у необработанных пыльцевых зерен. Экзина 1.1—1.9 мкм толщ., столбиковая, семитектатная. Поверхность экзины мелкосетчатая и сетчатая. Ячеи мелкосетчатой экзины 0.3—1.0 мкм, равномерно распределены по поверхности (табл. I, *1*, *5*). Ячеи сетчатой экзины крупнее (до 2.0 мкм), они располагаются на поверхности равномерно (табл. I, *8*—*10*) и неравномерно (табл. I, *12*, *13*; II, *1*—*3*). Более мелкие ячеи почти округлые, крупные ячеи чаще неправильной формы. У пыльцы отдельных видов, имеющей сетчатую экзину с неравномерным распределением рисунка на поверхности, размер крупных ячей несколько больше 2.0 мкм, но не превышает 2.5 мкм, поэтому невозможно выделить еще один вариант сетчатой поверхности (крупносетчатой). Стенки ячей сплошные (табл. II, *9*, *10*), 0.3—0.5 мкм шир. У части видов с сетчатой экзиной на стенках крупных ячей расположены более мелкие ячеи или перфорации (табл. II, *11*). Наиболее значительно представлены перфорации на стенках ячей в центре дистальной стороны. В отдельных случаях стенки ячей прерывистые (табл. II, *7*, *8*). Дно крупных ячей бугорчатое (табл. II, *9*) либо складчато-бугорчатое (табл. II, *7*). Мембрана борозд гладкая (табл. I, *14*) или ямчато-складчатая (табл. II, *12*).

На основании проведенных исследований можно сделать вывод, что род *Eremurus* по строению пыльцевых зерен достаточно гомогенный. В роде выявлены один апертурный тип (дистально-1-бороздный) и практически один план

Сравнительная характеристика пыльцевых зерен видов рода *Eremurus*

Роды (по: Хохряков, 1965)	Виды	Очертания пыльцевых зерен в полярном положении	Толщина экзины, мкм	Ширина борозд, мкм	Размер пыльцевых зерен, мкм	Поверхность экзины	Строение стенок ячей	Поверхность бороздной мембраны
Amolirion	*E. comosus*	Прямоугольное	1.1—1.3	4.8—6.7 (щелевидные)	19.2—23.0 × 36.5—42.2	Мелкосетчатая, равномерная	Сплошные	Гладкая
	E. inderiensis	Эллиптическое, грушевидное, треугольное	1.1—1.3	5.8—9.6	21.1—23.0 × 36.5—46.1	То же	»	»
Selonia	*E. brachystemon*	Прямоугольное, треугольное	1.3—1.5	11.5—14.4	21.1—23.0 × 38.4—43.2	Сетчатая, равномерная	С перфорациями	—
	E. sogdianus	Прямоугольное, эллиптическое, грушевидное	1.1—1.5	4.8—7.7 (щелевидные)	19.2—22.1 × 32.6—38.4	То же	То же	Гладкая
	E. turkestanicus	Прямоугольное, эллиптическое, грушевидное, треугольное	1.1—1.3	5.8—11.5 (щелевидные)	23.0—25.0 × 42.2—49.9	» »	С редкими перфорациями	—
Eremurus	*E. altaicus*	Прямоугольное, грушевидное	1.5—1.7	11.5—14.5	21.1—23.0 × 38.4—43.2	Сетчатая, неравномерная	Сплошные	—
	E. caucasicus	То же	1.5—1.7	7.7—11.5	22.1—25.0 × 40.3—46.9	То же	С перфорациями	—
	E. cristatus	» »	1.1—1.5	4.8—7.7	21.1—23.0 × 41.3—48.0	Сетчатая, равномерная	То же	—
	E. fuscus	Гантелевидное, грушевидное, треугольное	1.1—1.5	3.8—5.8 (щелевидные)	19.2—24.0 × 36.5—41.3	То же	» »	—
	E. hissaricus	Гантелевидное, прямоугольное, грушевидное	1.3—1.5	2.9—7.7	21.1—23.0 × 36.5—40.3	» »	» »	Гладкая
	E. iae	Гантелевидное, грушевидное	1.1—1.5	4.8—6.7	19.2—22.1 × 44.2—48.0	Сетчатая, неравномерная	» »	—
	E. korshinskyi	Гантелевидное, прямоугольное, грушевидное	1.3—1.5	6.7—11.5	23.0—25.0 × 38.4—44.2	Сетчатая, равномерная	» »	—
	E. regelii	Гантелевидное	1.3—1.5	3.8—13.4	23.0—25.0 × 40.3—48.0	То же	С редкими перфорациями	Гладкая
Henningia	*E. afghanicus*	»	1.3—1.5	4.8—8.6	22.1—24.0 × 42.2—48.0	Сетчатая, неравномерная	То же	—
	E. aitchisonii	»	1.3—1.5	7.7—11.5 (щелевидные)	24.0—25.9 × 43.2—49.0	То же	» »	—

E. alberti	Эллиптическое, яйцевидное	1.5—1.7	13.4—21.1 (щелевидные)	28.8—32.6 × 49.9—51.8	» »	С перфорациями, прерывистые	Складчато-бугорчатая
E. anisopterus	Гантелевидное, грушевидное	1.5—1.7	5.8—12.5	26.9—30.7 × 50.9—57.6	» »	Сплошные	—
E. bucharicus	То же	1.5—1.7	3.8—8.6	19.0—23.0 × 40.3—46.1	» »	С перфорациями	—
E. candidus	» »	1.1—1.3	5.8—9.6	20.2—23.0 × 40.3—42.2	» »	То же	—
E. elwesii	» »	1.3—1.5	5.8—9.6	23.0—26.0 × 50.9—54.7	» »	Сплошные	Гладкая
E. hilariae	Треугольное	1.3—1.7	2.9—9.6 (щелевидные)	25.0—26.9 × 41.3—48.0	» »	С редкими перфорациями	—
E. kaufmannii	Гантелевидное, прямоугольное, грушевидное	1.5—1.7	4.8—7.7 (щелевидные)	23.0—25.9 × 46.1—55.7	» »	То же	Складчато-бугорчатая
E. korolkowii	Прямоугольное, грушевидное	1.3—1.7	12.5—14.4	24.0—26.9 × 44.2—49.9	» »	» »	То же
E. lactiflorus	Эллиптическое, грушевидное	1.3—1.5	5.8—8.6 (щелевидные)	23.0—26.9 × 39.4—46.1	» »	» »	—
E. luteus	Прямоугольное	1.5—1.7	7.7—13.4 (щелевидные)	26.9—28.8 × 53.0—60.5	» »	Сплошные, прерывистые	—
E. olgae	Гантелевидное, прямоугольное	1.3—1.5	1.9—4.8 (щелевидные)	19.2—21.1 × 40.3—46.1	» »	С перфорациями	—
E. parviflorus	Прямоугольное, эллиптическое, грушевидное	1.1—1.3	4.8—10.6 (щелевидные)	23.0—24.0 × 46.1—49.9	» »	С редкими перфорациями	Гладкая
E. pubescens	Гантелевидное, эллиптическое, грушевидное	1.3—1.5	4.8—7.7 (щелевидные)	21.1—23.0 × 46.1—49.9	» »	То же	»
E. robustus	Прямоугольное	1.7—1.9	11.5—15.4	24.0—25.9 × 40.3—47.0	» »	» »	Складчато-бугорчатая
E. stenophyllus	Гантелевидное, эллиптическое, грушевидное	1.1—1.3	3.9—9.6 (щелевидные)	21.1—25.0 × 39.4—46.1	Сетчатая, равномерная	Сплошные	—
E. suworowii	Гантелевидное, грушевидное	1.3—1.5	4.8—9.6	24.0—26.9 × 46.1—50.9	То же	С редкими перфорациями	Гладкая

строения экзины (столбиковая, семитектатная) при некоторых различиях в рисунке ее поверхности.

Различия между видами выявлены в деталях строения борозд и поверхности экзины, размерах и форме пыльцевых зерен (см. таблицу). Особенностью пыльцевых зерен *Eremurus* является значительное варьирование их по форме и очертанию с полюса (гантелевидное, прямоугольное, эллиптическое, грушевидное, треугольное, яйцевидное). Признак ширины борозды в данном роде очень относителен, так как внутри каждого вида обнаружены борозды разной ширины, в том числе и щелевидные, что, по-видимому, объясняется различной формой самих пыльцевых зерен.

Полученные палинологические данные позволяют нам принять точку зрения Baker (1877) и Wendelbo (1964) о разделении рода на 4 секции, но она не согласуется с мнением Хохрякова (1965) о необходимости восстановления родов *Ammolirion* Kar. et Kir., *Selonia* Regel et Herd., *Henningia* Kar. et Kir. Следует отметить, что по признакам строения спородермы секционные различия внутри рода *Eremurus* также незначительны. Пыльца видов секций *Ammolirion* и *Selonia* сходна по характеру поверхности, а именно по расположению ячей (равномерному), но различается по размеру. Для 2 изученных видов секции *Ammolirion* — *E. comosus* и *E. inderiensis* — характерна наиболее тонкая мелкосетчатая экзина, в то время как у пыльцевых зерен представителей остальных 3 секций ячеи на поверхности несколько крупнее (сетчатая экзина). Наиболее крупные пыльцевые зерна обнаружены у некоторых видов секции *Henningia*. Наличие у видов секции *Ammolirion* наиболее мелких пыльцевых зерен с более тонкой экзиной и мелкосетчатой ее поверхностью в определенной степени находится в соответствии с высказанной Хохряковым (1965) гипотезой о примитивности видов этой секции по сравнению с остальными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Род *Eremurus* // Флора Узбекистана. Ташкент, 1941. Т. 1. С. 398—410.

Введенский А. И. Род *Eremurus* // Флора Таджикской ССР. М.—Л., 1963. Т. 2. С. 186—212.

Гладкова А. Н., Самойлович С. Р. Морфология пыльцы некоторых видов тропических и аридных субтропических растений // Пустыни СССР и их освоение. М., 1954. Т. 2. С. 641—642.

Егорова Т. В. Семейство Асфоделовые (*Asphodelaceae*) // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 127—148.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы *Tofieldieae*, *Narthecieae*, *Melanthieae*, *Xerophylleae* (*Melanthiaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 10. С. 1318—1330.

Куприянова Л. А. Морфология пыльцы однодольных растений (материалы к филогении класса) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1948. Вып. 7. С. 163—262.

Куприянова Л. А. Род *Eremurus* // Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л., 1983. С. 132—134.

Рябкова Л. С. Палинография флоры Таджикской ССР. Л., 1987. 108 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Федченко Б. А. Род *Eremurus* // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 37—52.

Хохряков А. П. Морфолого-экологическая характеристика эремурусов в связи с их происхождением, эволюцией и культурой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 18 с.

Хохряков А. П. Эремурусы и их культура. М., 1965. 126 с.

Чубарова А. В. Эремурусы (*Eremurus* Bieb.) Киргизии и их роль в растительном покрове: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1982. 20 с.

Baker J. G. Revision of the genera and species of *Anthericeae* and *Eriospermeae* // J. Linn. Soc. 1877. Vol. 15. P. 268—285.

Bentham G., Hooker J. Genus *Eremurus* // G. Bentham, J. Hooker. Genera plantarum. Londini, 1883. Vol. 3. P. 787.

Boissier E. Genus *Eremurus* // Flora Orientalis. Genevae, 1884. Vol. 5. P. 313—321.

Brummitt P. K. Vascular plant families and genera. Kew, 1992. 804 p.

Dahlgren R. M. J., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of the monocotyledons. Berlin etc., 1985. 520 p.

Erdtman G. An introduction to pollen analysis. Uppsala, 1943. 239 p.

Fedtschenko O. Eremurus. Kritische Uebersicht der Gattung // Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg, 1909. Ser. 8. Bd 23. S. 1—210.

Karelin G., Kirilow J. Genera *Ammolirion* et *Henningia.* Enumeratio plantarum // Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1842. Vol. 15. P. 515—516.

Krause K. Liliaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. Bd 15a. S. 227—386.

Praglowski J., Punt W. An elucidation of the microreticulate structure of the exines // Grana. 1973. Vol. 13. P. 45—50.

Radulescu D. Recherches morpho-palynologiques sur la famile *Liliaceae* // Acta Bot. Hort. Buc. 1972—1973. P. 133—248.

Regel E. Descriptiones plantarum novarum in regionibus Turkestanicis. Petropoli, 1873. Fasc. 1. P. 22—31.

Schulze W. Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. 1. *Asphodelaceae* // Wiss. Zeitschr. F. Schiller Univ. Jena, 1975. Bd 24. H. 4. S. 403—415.

Wendelbo P. On the genus *Eremurus* (*Liliaceae*) in South-West Asia // Arbok. Univ. Bergen. Mat.-Naturv. Ser. 1964. N 5. P. 1—45.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 VII 19[illegible]

SUMMARY

The pollen of 31 species from the genus *Eremurus* has been studied using the light and scanning electron microscopes. The pollen of all species investigated is monosulcate, inoperculate, of medium size, with microreticulate and reticulate exine. The species differ by the details of exine surface, by the form of pollen grains, in surface of aperture membrane. Pollen morphology does not supports the view of A. P. Khokhrayakov (1965), who, on the basis of other morphological data, established the genera *Ammolirion* Kar. et Kir., *Selonia* Regel et Herd., *Henningia* Kar. et Kir.

УДК 582 : 734 © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

Н. Н. Лунева

ВАРИАЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛЕПЕСТКОВ И РАЗНООБРАЗИЕ ФОРМ У РОДА *PRUNUS* (*ROSACEAE*)

N. N. LUNYOVA. VARIATIONS OF PETAL MORPHOLOGICAL CHARACTERS AND DIVERSITY OF FORMS IN THE GENUS *PRUNUS* (*ROSACEAE*)

Выявлена изменчивость морфологических признаков лепестков у дикорастущих и культурных форм некоторых видов рода *Prunus.*

Род *Prunus* L. в систематическом отношении весьма сложен. Многие дикорастущие таксоны обладают значительным полиморфизмом. Кроме того, разным видам и родам косточковых присуща высокая способность к скрещиванию (Еремин, 1985). В формировании всего внутриродового комплекса признаков участвует несколько механизмов (внутривидовая дифференциация, изменение признаков под действием культуры, появление новых признаков в результате как спонтанной, так и целенаправленной гибридизации), поэтому зачастую практи-

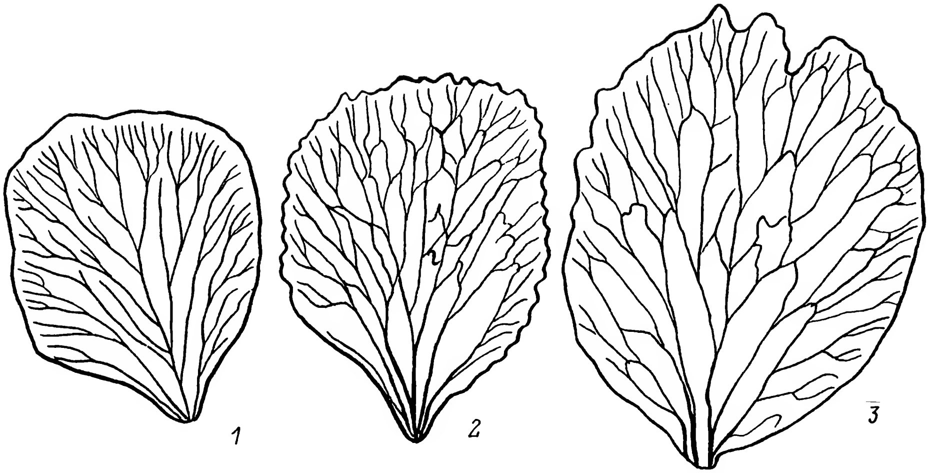


Рис. 1. Различные типы жилкования лепестков и характер края лепестка некоторых объектов рода *Prunus*.

1 — P. cerasifera, 2 — P. nigra, 3 — P. domestica.

чески исключается возможность выделения однозначных, четких критериев при определении границ и объемов таксонов. Обычно приходится иметь дело с признаками, имеющими заходящие качественные и количественные показатели, не являющиеся диагностическими.

Выявление тенденций изменчивости признаков, характерных для отдельных внутриродовых и внутривидовых таксонов, помогло бы найти дополнительные характеристики для уточнения взаимосвязей между группами объектов рода, а также определить наиболее константные признаки, необходимые при разработке систем и классификаций. Для этого целесообразно обратиться к изучению генеративной сферы, как к более консервативной, в частности к строению цветка.

В данной работе приведены результаты анализа морфологических признаков лепестков; некоторые из этих признаков ранее не учитывались при выделении и классификации таксонов, но целесообразность использования их для этих целей была выявлена нами при наблюдении в течение ряда лет за большим количеством представителей рода в цветущем состоянии.

Материал и методика

Исследование проводили на материале Павловской опытной станции Всероссийского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) в Ленинградской обл. (ПОСВИР) и Крымской опытно-селекционной станции ВИР в Краснодарском крае (КрОССВИР). Были изучены таксоны: *Prunus domestica* L. — 17 образцов; *P. cerasifera* Ehrh.: алыча дикорастущая — 48, культурная — 32 образца; *P. spinosa* L.: терн дикорастущий — 15, культурный — 32 образца; а также по 3 образца видов *P. americana* Marsh., *P. darvasica* Temb., *P. gracilis* Engelm. et Grey, *P. lanata* (Sudw.) Mack. et Bush, *P. maritima* Marsh., *P. nigra* Ait., *P. simonii* Carr.

Территория ПОСВИР расположена на Приневской низменности в зоне умеренно холодного (с элементами морского) климата. В весенне-летний период выпадает значительная часть годовой нормы осадков. Территория КрОССВИР расположена в зоне более континентального, сухого и теплого климата. Весной нередки возвратные заморозки. Наблюдения проводились весной 1989 и 1990 гг.

Для изучения брали по 30 лепестков каждого образца. Изучались 4 немет-

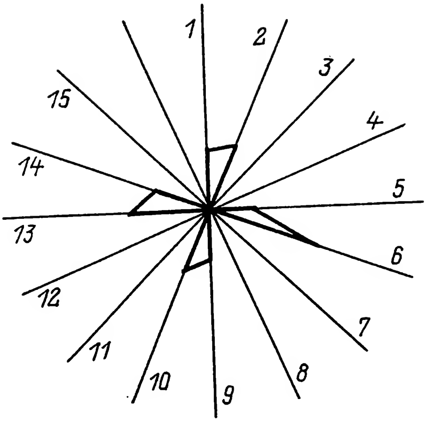


Рис. 2. Векторное выражение вариаций признаков лепестков сливы домашней (сорт Венгерка ранняя).

Форма верхушки: *1* — округлая, *2* — заостренная, *3* — плоская; форма основания ноготка: *4* — отсутствует, *5* — короткий, *6* — средний, *7* — длинный; форма края лепестка: *8* — цельный, *9* — извилистый, *10* — выемчатый; характер жилкования лепестка: *11* — жилки доходят до края лепестка, не смыкаясь; *12* — смыкается до 25 % жилок; *13* — смыкается до 50 % жилок; *14* — смыкается до 75 % жилок; *15* — смыкаются практически все жилки.

рических признака, каждый из которых в конкретном случае был выражен одной из вариаций: это форма верхушки лепестка (округлая, заостренная, плоская); форма основания лепестка (4 градации вытянутости ноготка у основания лепестка); форма края лепестка (цельный, извилистый, выемчатый; рис. 1); характер жилкования лепестка (5 градаций — от случая без слияния жилок до варианта их неоднократного смыкания с образованием густой сети; рис. 1). Последние 2 признака не учитывались при описании таксонов рода (Ковалев, 1941, 1955; Еремин, 1969).

Задача исследования заключалась в том, чтобы не только определить сочетания основных вариаций признаков для каждого изучаемого таксона, но и выявить наиболее константные, а также найти те из них, по которым культивары отличаются от дикорастущих образцов. Для выполнения этой задачи сравнивали графические выражения совокупности признаков: для каждого образца

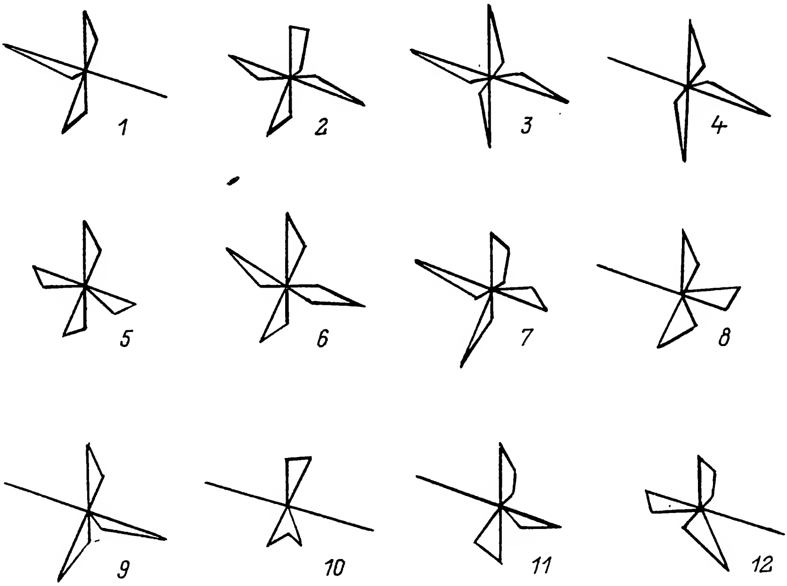


Рис. 3. Векторное выражение вариаций признаков лепестков некоторых культурных тернов.

1 — Горьковский (ПОСВИР, 10 ряд—16 место); *2* — Горьковский (ПОСВИР, 10—20); *3* — Тамбовский (ПОСВИР, 12—20); *4* — Тамбовский (ПОСВИР, 26—1); *5* — Куйбышевский (ПОСВИР, 12—15); *6* — Куйбышевский (КрОССВИР, 41—45); *7* — Овальный (КрОССВИР, 1989 г.); *8* — Овальный (КрОССВИР, 1990 г.); *9* — Цареградский (1989 г.); *10* — Цареградский (1990 г.); *11* — Даниловский (1989 г.); *12* — Даниловский (1990 г.).

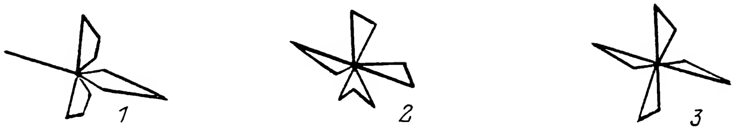


Рис. 4. Векторное выражение вариаций признаков лепестков для группы образцов культурных тернов. Образцы из коллекций: *1* — КрОССВИР (1989 г.); *2* — КрОССВИР (1990 г.); *3* — ПОСВИР (1989 г.).

было построено векторное выражение частоты встречаемости всех 15 вариаций перечисленных признаков (рис. 2).

Результаты и их обсуждение

Анализ показал, что у образцов одного таксона, несмотря на некоторые различия в процентном соотношении, графики изучаемых признаков имеют несомненное сходство по доминированию одних и тех же вариаций (рис. 3). При этом на сочетаниях признаков практически не отражаются ни климатические различия мест произрастания (рис. 3, *5*, *6*), ни погодные особенности года исследования (рис. 3, ср. *7* и *8*; *9* и *10*; *11* и *12*).

Изображения, построенные по обобщенным данным изучения лепестков группы культурных образцов одного таксона для разных мест произрастания и разных лет наблюдений, оказались в целом сходными по своим параметрам (рис. 4). Таким образом, представляется возможность провести анализ изучаемых таксонов, сравнив их графические изображения, составленные по обобщенным данным.

Из рис. 5 видно, что только у *P. cerasifera* и *P. gracilis* встречаются все 3 вариации формы верхушки лепестков. У всех остальных видов плоские верхушки лепестков не наблюдались. У некоторых видов верхушки лепестков в подавляющем большинстве округлые (рис. 5, *4*, *6*, *8*, *9*), у других разница в процентном соотношении между округлыми и заостренными верхушками не столь велика.

Для большей части форм *P. cerasifera*, *P. domestica*, *P. maritima* оказалось характерно преобладание в массе коротконоготковых и почти безноготковых лепестков. В то же время у лепестков видов *P. americana*, *P. gracilis*, *P. maritima*, *P. nigra* все ноготки длинные (т. е. отсутствуют вариации длины ноготка), поэтому для указанных видов этот признак можно считать таксономически значимым.

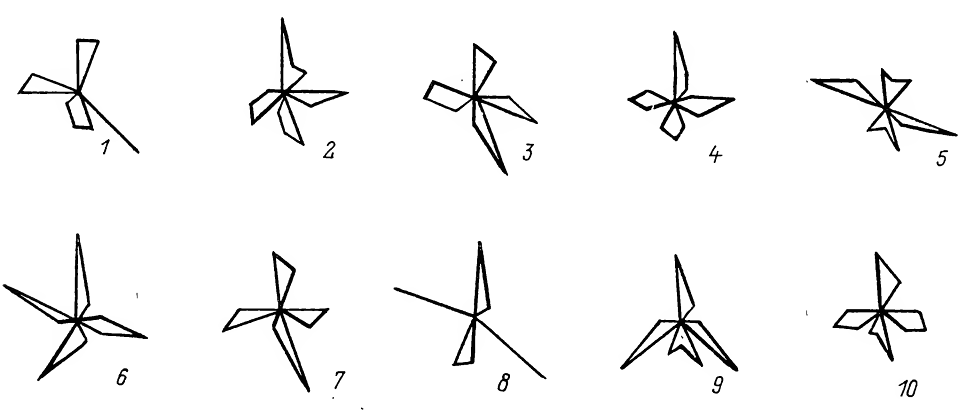


Рис. 5. Векторное выражение вариаций признаков лепестков некоторых видов рода *Prunus*.
1 — *P. americana*; *2* — *P. cerasifera*; *3* — *P. darvasica*; *4* — *P. domestica*; *5* — *P. gracilis*; *6* — *P. lanata*; *7* — *P. maritima*; *8* — *P. nigra*; *9* — *P. simonii*; *10* — *P. spinosa*.

Все 3 типа края лепестка встречаются у сливы домашней, причем примерно в равных количествах. Формы с цельным краем лепестка преобладают у видов *P. americana*, *P. cerasifera*, *P. simonii*, *P. spinosa*, *P. darvasica*, *P. maritima*. Извилистый край наблюдается у большей части лепестков *P. nigra*, а выемчатые лепестки — у *P. nigra* и *P. lanata*.

Судя по изученным образцам, густое, сетчатое жилкование лепестков характерно лишь для *P. nigra* и *P. lanata*. У других видов встречаются лепестки, покрытые редкой сетью жилок, а также лепестки с простым, несетчатым жилкованием. У видов *P. cerasifera*, *P. maritima*, *P. simonii* преобладают лепестки с простым жилкованием.

Таким образом, были определены морфологические признаки лепестков, характерные для каждого вида. В редких случаях вид характеризовался каким-то одним типом признака. И хотя в ряде случаев изучаемые признаки сравниваемых таксонов были «заходящими», основное «ядро» форм каждого таксона характеризовалось небольшим набором вариаций признаков. Процентный состав вариаций признаков оказался различным у культурных и дикорастущих форм. Например, наблюдается резкое отличие образцов дикорастущих тернов от культурных по степени жилкования лепестков. Среди культурных тернов практически нет образцов с простым жилкованием лепестков, а среди дикорастущих не обнаружено образцов с густосетчатым жилкованием лепестков (ср. рис. 4 и рис. 5, *10*). Также отмечены различия признаков лепестков культурной и дикорастущей алычи (рис. 6). Лепестки образцов дикорастущей алычи имеют цельный край и в большем числе случаев простое жилкование лепестков, тогда как лепестки образцов культурной алычи характеризуются извилистым краем и густым сетчатым жилкованием. Наличие новых комбинаций признаков у культиваров объясняется тем, что культурные терн и алыча — продукты скрещивания дикорастущих видов *P. spinosa* и *P. cerasifera* с другими видами слив, в частности с изученной нами *P. domestica*, для которой как раз характерно наличие извилистого края лепестка и сетчатого жилкования.

При сравнении признаков лепестков образцов дикорастущей алычи, взятых из разных районов ее обширного ареала, не выявлено резких различий между ними, за исключением того, что у алычи с Северного Кавказа лепестки большинства форм имеют цельный край, а у образцов из прикаспийских районов Азербайджана и из Средней Азии появляется заметное количество лепестков с извилистым краем (рис. 6). Наличие этого признака в юго-восточных популяциях ареала алычи может быть объяснено, вероятно, процессом легкого дичания культиваров, а поскольку при селекционной работе с алычей в этих районах издавна использовались другие виды (например, слива домашняя и китайская), дичающие экземпляры могли явиться источником генов — носителей новых признаков в генофонде естественно произрастающих популяций. В Западном Закавказье больше ценились образцы народной селекции, созданные путем отбора форм с кислыми плодами из дикорастущего местного фонда. Вероятно, поэтому среди культурных форм алычи (растущей, например, в Грузии) много кислоплодных образцов и, как показали наши исследования, цветки грузинских (а также северокавказских) образцов культиваров имеют в основном цельный край лепестка, как и дикорастущие местные формы (рис. 6, *6—9*).

В результате можно сказать следующее. Дикорастущие образцы алычи и терна имеют в основном цельный край лепестка: очень редко встречаются лепестки с извилистым краем, и практически отсутствуют формы с выемчатым краем лепестка. Слива домашняя и тернослива имеют в основном лепестки с извилистым краем или с выемкой. Ни у какого другого таксона из исследованных в этом отношении не обнаружено столько образцов с выемчатыми лепестками, как у сливы домашней и терносливы. Видимо, эти признаки (извилистость и выемчатость лепестка) появляются у представителей данной группы таксонов в связи с введением их в культуру и селекцией. Для алычи и терна также

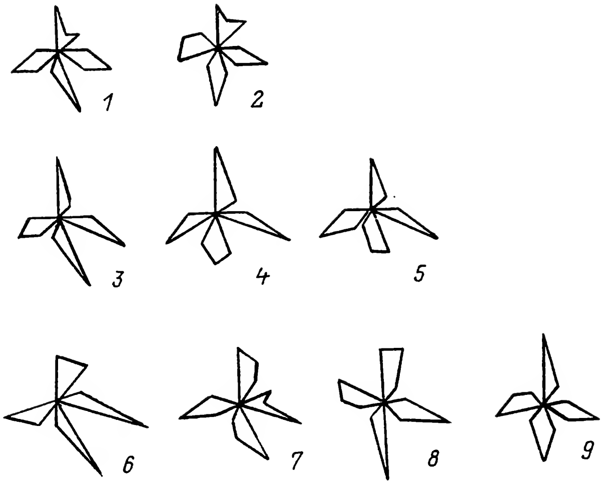


Рис. 6. Векторное выражение вариаций признаков лепестков групп образцов дикорастущей и культурной алычи.

Алыча: *1, 3—5* — дикорастущая (*3* — с Северного Кавказа, *4* — с побережья Каспийского моря в Азербайджане, *5* — из Средней Азии); *2, 6—9* — культурная (*6* — с Северного Кавказа, *7* — из Грузии, *8* — каспийская, *9* — иранская).

выявлено, что только дикорастущие растения имеют цельнокрайные лепестки, а также простое жилкование лепестков. У культурной алычи и терна, напротив, практически на всех просмотренных образцах жилки смыкались, как и на лепестках сливы домашней, и образовывали густую сеть.

Таким образом, в результате сравнительно-морфологического анализа для рода *Prunus* были выявлены признаки лепестков образцов таксонов. Удалось выделить вариации и определить тенденции изменчивости признаков у дикорастущих и культурных образцов рода. Результаты данного исследования в совокупности с другими результатами помогут разработать вопросы систематики рода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еремин Г. В. Алыча. М., 1969. 169 с.
Еремин Г. В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М., 1985. 280 с.
Ковалев Н. В. Род *Prunus* L. // Флора СССР. М.—Л., 1941. Т. 10. С. 510—522.
Ковалев Н. В. Алыча в природе, культуре и селекции. Ташкент, 1955. 212 с.

Всероссийский институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 29 VI 1994

SUMMARY

Variability of morphological characters of petals in wild and cultivated forms within the genus *Prunus* is analysed.

УДК 581.55

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

Л. Л. Заноха

АССОЦИАЦИЯ SANGUISORBO OFFICINALIS—ALLIETUM SCHOENOPRASI НА ЗАПАДЕ ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР

L. L. ZANOKHA. THE ASSOCIATION SANGUISORBO OFFICINALIS—ALLIETUM SCHOENOPRASI IN THE WESTERN PART OF THE TAIMYR PENINSULA

Приведено описание ассоциации Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi. Для нее характерны густой и сомкнутый травостой 2-ярусного сложения и хорошо выраженная мозаичность горизонтальной структуры. Основными доминантами являются бореальные виды *Allium schoenoprasum*, *Cortusa matthiolii* subsp. *altaica* и *Sanguisorba officinalis*. Величина годового прироста цветковых 311 г/м^2. Исходя из особенностей состава и строения травяного яруса высказано предположение о близости ассоциации к субальпийским лугам.

Район устья р. Рогозинки находится на западе п-ова Таймыр, приблизительно в 80 км к югу от пос. Диксон. Территория расположена в пределах прибрежной равнины Карского моря с характерным для равнинных территорий чередованием довольно высоких в этой части полуострова водораздельных увалов и межувальных заболоченных депрессий. Кроме того, территорию прорезают многочисленные ручьи и разветвленная сеть оврагов. Особое своеобразие ландшафту придает долина р. Рогозинки, берущей свое начало в западных отрогах хр. Бырранга. Крутые и скалистые в нижнем течении реки склоны, ориентированные на юг и на север, слабо перекрыты рыхлыми четвертичными отложениями мощностью до 45 см.

Согласно схеме зонального деления, принятой для п-ова Таймыр (Чернов, Матвеева, 1979), район устья р. Рогозинки (рис. 1) относится к северной полосе подзоны типичных тундр. Зональным типом растительности являются широко распространенные на плакорах дриадово-осоково-моховые пятнистые тундры с доминированием в кустарничково-травяном ярусе *Dryas punctata*,[1] *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*, а в моховом — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*. Разнообразные болотные сообщества образованы *Carex stans* и *Eriophorum angustifolium*, иногда в сочетании с *Carex chordorrhiza* или *C. rariflora*. Из мхов наиболее массовы в них *Drepanocladus revolvens*, *D. vernicosus*, *Campylium zemliae*, *Calliergon giganteum*. Необычайно красочны в районе р. Рогозинки луга. Здесь они распространены весьма широко и могут встречаться на склонах как первой, так и второй надпойменных речных террас (Матвеева, Чернов, 1992). Бóльшая часть из них принадлежит к ассоциации Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici (Заноха, 1993). Однако помимо сообществ данного синтаксона были обнаружены луга, необычные для тундровой зоны. Основу травостоя в них образуют бореальные виды *Sanguisorba officinalis*, *Cortusa matthiolii* subsp. *altaica* и *Allium schoenoprasum* (рис. 2). Своеобразие состава, а также строения травяного яруса послужило основанием для выделения их в самостоятельную ассоциацию Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi.[2]

Состав. К характерным видам ассоциации относятся бореальные *Sanguisorba officinalis*, *Cortusa matthiolii* subsp. *altaica*, *Allium schoenoprasum* и гипоарктический вид *Viola biflora* (см. таблицу). Основной ареал распространения первых 3 видов находится значительно южнее — в умеренных районах Евразии.

---

[1] Латинские названия сосудистых растений приведены по «Арктической флоре СССР» (1960—1987), мхов — по «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» (Абрамова и др., 1961).

[2] Названия синтаксонов даны в соответствии с работой J. Barkman с соавт. (1986), термины в диагнозе — по работам R. Becking (1957) и Я. Баркман (1991).

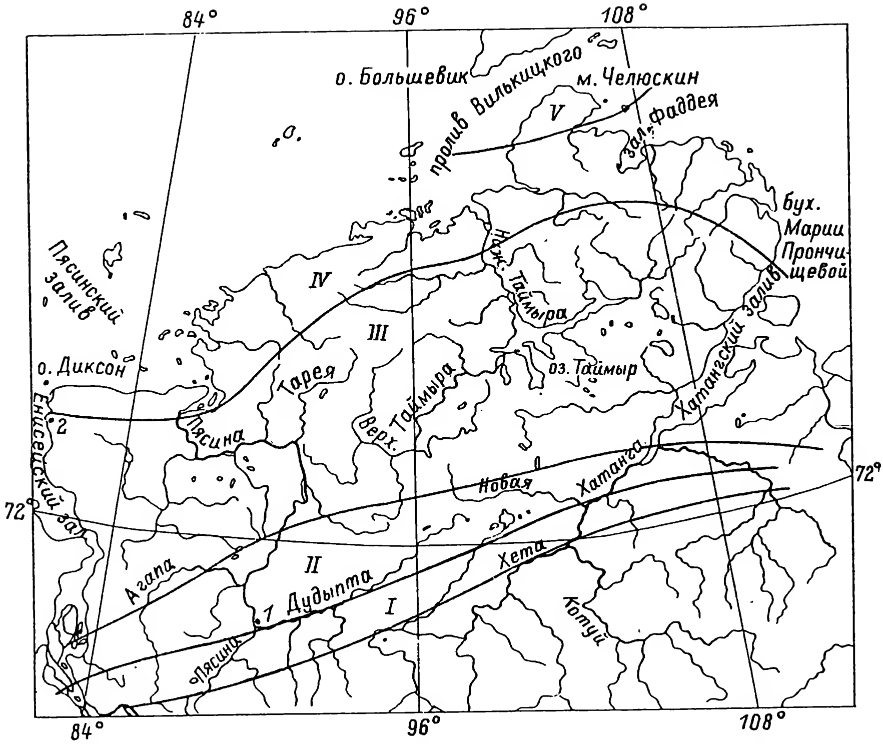


Рис. 1. Схема зонального деления п-ова Таймыр (по: Чернов, Матвеева, 1979).

I — лесотундра; подзоны тундр: *II* — южных, *III* — типичных, *IV* — арктических; *V* — зона полярных пустынь. Пункты исследования: *1* — пос. Кресты, *2* — устье р. Рогозинки.

В устье р. Рогозинки, откуда описан данный синтаксон, эти растения имеют не только высокую константность (IV, V классы), но и высокое обилие (2, 3 классы). Постоянно в сообществах ассоциации встречаются *Festuca cryophila*, *Polygonum viviparum*, *Cerastium maximum*, *Ranunculus borealis*, *Myosotis asiatica*, *Astragalus umbellatus*, *Valeriana capitata*, *Pachypleurum alpinum*, *Tanacetum bipinnatum*, *Taraxacum macilentum*. Приблизительно 1/4 видов имеют низкую константность. Всего в ассоциации отмечено 36 видов.

Структура. Отличительными чертами сообществ являются очень густой и сомкнутый травостой в сочетании с ярко выраженной мозаичностью горизонтального сложения (рис. 3). *Cortusa matthiolii* subsp. *altaica* и *Sanguisorba officinalis* образуют плотные куртины диаметром 30—40 см, среди которых разбросаны «пучки» *Allium schoenoprasum*. Во время массового цветения этих растений во второй половине июля сообщества окрашиваются в яркие (малиново-бордовые с примесью сиреневого) тона. Высота вертикального профиля 30—40 см. В нем хорошо выражены два яруса: верхний, разреженный, слагают перечисленные выше виды, нижний высотой 18—25 см — *Astragalus umbellatus*, *Polygonum viviparum*, *Saussurea tilesii*, *Tanacetum bipinnatum*, *Taraxacum macilentum* (рис. 4). Очень плотный вегетативный полог высотой 10—15 см, состоящий из прикорневых листьев и молодых побегов, имеет сильное перекрытие. В моховом покрове (толщиной около 1 см) доминируют *Mnium rugicum*, *Drepanocladus uncinatus* с примесью *Brachythecium mildeanum* и *Polytrichum alpinum*. Обилие *Mnium rugicum* предположительно указывает на повышенную влажность почвы в отдельные периоды вегетации. Величина годового прироста цветковых 311 г/м^2 (Чернов и др., 1983).

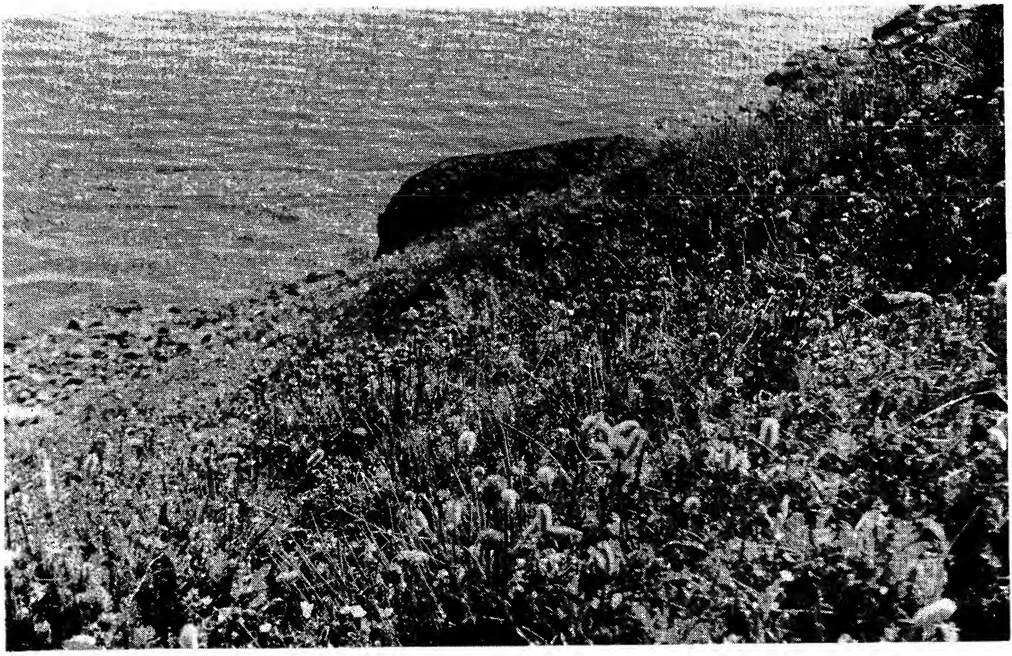


Рис. 2. Внешний вид сообщества ассоциации Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi.

Экология. Сообщества встречаются на южном скалистом и довольно крутом склоне берега р. Рогозинки, слабо перекрытом рыхлыми отложениями. Мощность почвенного профиля 35—45 см. Мерзлота отсутствует. Почвы дерновые, суглинистые, легкого или среднего механического состава. Плодородный слой содержит высокий процент гумуса, азота, обменных оснований; pH равен 7.3—7.6.

Распространение. Ассоциация обнаружена только в районе устья р. Рогозинки — в северной части подзоны типичных тундр (рис. 1). Вероятно, к этой ассоциации близки сообщества, описанные Б. Н. Городковым (1926), К. Н. Игошиной (1931) с Полярного Урала, и некоторые луга из окр. пос. Кресты (подзона южных тундр), условно названные Sanguisorba officinalis—Veratrum lobelianum (см. таблицу). Однако недостаток материала не позволяет достоверно судить об их синтаксономических взаимоотношениях.

В заключение следует отметить, что ассоциация Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi — уникальный для тундровой зоны вариант луговых сообществ, который по составу и структуре, на наш взгляд, скорее напоминает субальпийские луга со свойственным им зарослевым характером строения травостоя (Шенников, 1941), чем луга ассоциации Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici, несмотря на определенное флористическое сходство. Внешние различия обоих синтаксонов особенно заметны в разгар цветения *Cortusa matthiolii* subsp. *altaica*, *Sanguisorba officinalis*, *Allium schoenoprasum* — основных доминантов ассоциации Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi. Помимо физиономических между ними имеется и ряд различий, связанных с особенностями структуры последней. Высокая сомкнутость травяного яруса в сочетании с сильным перекрытием на уровне вегетативного полога, препятствующего проникновению на луга других растений, определяют физиономическое однообразие и флористическую бедность ее сообществ. Напротив, луга ассоциации Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici в подзоне типичных тундр, и особенно в данном районе, отличаются богатством видового состава и многообразием ком-

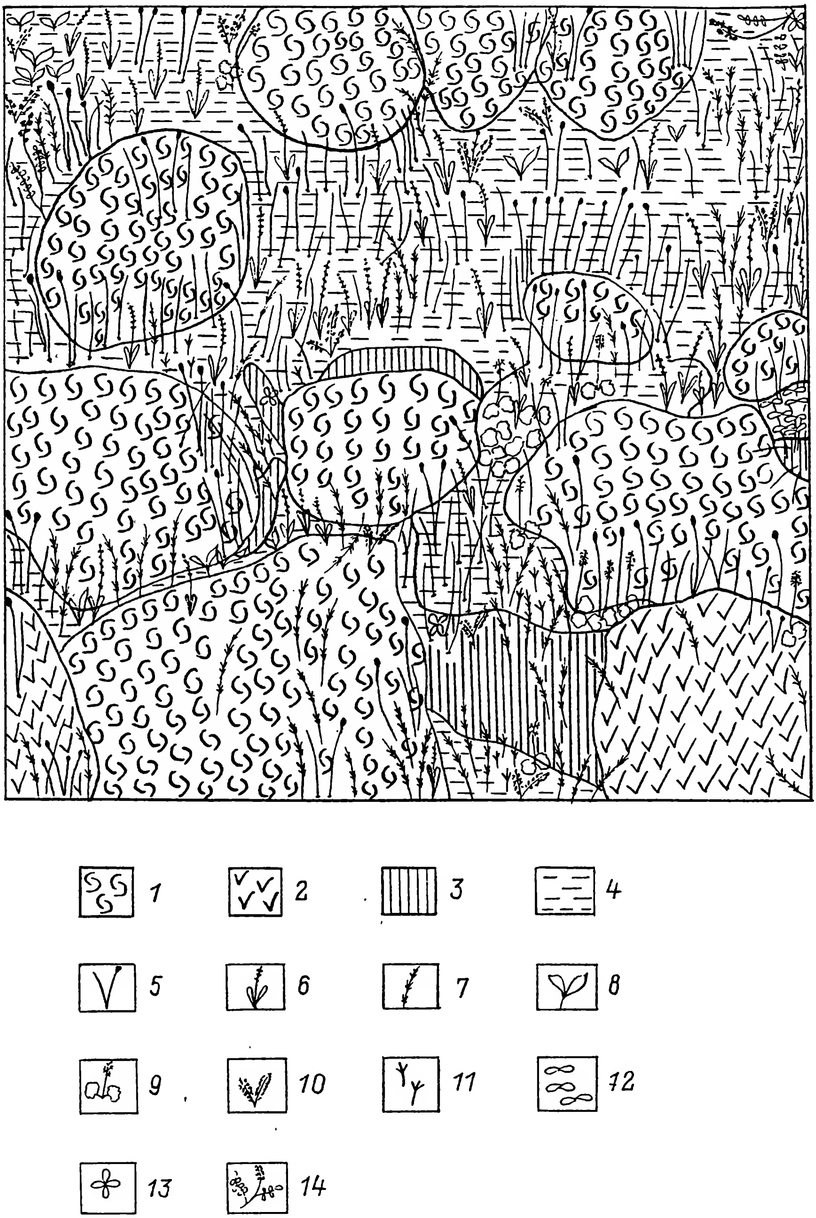


Рис. 3. Горизонтальная структура сообществ ассоциации Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi (размер площадки 1 × 1 м).

1 — Cortusa matthiolii subsp. *altaica*; *2 — Sanguisorba officinalis*; *3 — Astragalus umbellatus*; *4 — A. umbellatus* + разнотравье; *5 — Allium schoenoprasum*; *6 — Polygonum viviparum*; *7 — Equisetum arvense* subsp. *boreale*; *8 — Saussurea tilesii*; *9 — Saxifraga nelsoniana*; *10 — Tanacetum bipinnatum*; *11 — Cerastium maximum*; *12 — Valeriana capitata*; *13 — Taraxacum macilentum*; *14 — Hedysarum hedysaroides.*

Ассоциация Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi

Синтаксоны	Ассоциация Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi							Сообщества Sanguisorba officinalis—Veratrum lobelianum			Постоянство видов в ассоциации
№ описаний	4*	9	10	14	57	58	59	67	68	85	
Проективное покрытие цветковыми, %	100	100	100	100	100	100	100	90	100	100	
Высота травяного яруса, см	30—35	35—40	25—30	25—30	35—40	35—40	30—35	25—30	35—40	25—30	
Число видов в сообществе	30	21	24	25	25	25	29	22	31	18	
Диагностическая комбинация видов ассоциации Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi											
Виды											
Sanguisorba officinalis	2	2	1	3	2	2	2	3	3	+	V^{1-3}
Allium schoenoprasum	2	3	2	+	2	2	2	+	+	2	V^{+-3}
Cortusa matthiolii subsp. *altaica*	3	+	2	3	1	1	2		·	·	V^{+-3}
Viola biflora	1			3	1	+					IV^{+-3}
Диагностическая комбинация видов синтаксона выше ассоциации											
Astragalus umbellatus	2	2	1	2	3	2	2	·	·	·	V^{1-3}
Polygonum viviparum	+	2	1	2	2	2	2	1	+	+	V^{+-2}
Tanacetum bipinnatum	1	2	+	1	3	2	2	3	3	·	V^{+-3}
Festuca cryophila	+	+	+	+	1	1	2	+	2	2	V^{+-2}
Myosotis asiatica	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V^{+}
Ranunculus borealis	1	+	+	+	+	1	1	+	·	+	V^{+-1}
Taraxacum macilentum	2	1	+	+	2	1	1	r	r	·	V^{r-2}
Pachypleurum alpinum	1	·	3	·	+	+	2	+	+	+	V^{+-3}
Valeriana capitata	+	1	1	+	1	+	1		+	·	V^{+-1}
Cerastium maximum	+	+	1	2	+	+	1		+		V^{+-2}
Диагностическая комбинация видов ассоциации Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici											
Astragalus alpinus subsp. *arcticus*	·		3	·	+	3	2		+	+	III^{+-3}
Hedysarum hedysaroides	2	+		· ·				1	1		II^{+-2}
Erigeron eriocephalus	r	·	·	r			·	·	·		II^{r}
Galium densiflorum	r		·	·			1				II^{r-1}
Polygonum bistorta subsp. *bistorta*	·		+				+				II^{+}
Дифференцирующая комбинация видов сообществ Sanguisorba officinalis—Veratrum lobelianum											
Veratrum lobelianum	·	·			·		·	1	1	+	
Arenaria stenophylla subsp. *polaris*	·	·			·		·	+	1	+	
Cerastium jenisejense	·							+	+	+	
Gastrolychnis affinis	·							+	+	r	
Calamagrostis neglecta s.l.	·							r	+	+	
Trisetokoeleria taimyrica								r	+	r	
Campanula langsdorffiana								+	1	·	
Galium boreale								1	2	·	
Stellaria ciliatosepala								+	+	·	
Salix lanata s.l.								·	+	+	

Синтаксоны	Ассоциация Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi							Сообщества Sanguisorba officinalis—Veratrum lobelianum			Постоянство видов в ассоциации
Poa alpina	·	·	·	·	·	·	·	r	·	·	·
Armeria maritima	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·
Potentilla stipularis	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·
Salix nummularis	·	·	·	·	·	·	·		1	·	·
Betula nana	·	·	·	·	·	·	·		+	·	·
Polygonum laxmannii	·	·	·	·	·	·	·		+	·	·
Parnassia palustris	·	·	·	·	·	·	·		+	·	·
Cardamine macrophylla	·	·	·	·	·	·	·		r	·	·
Poa sublanata	·	·	·	·	·	·	·		·	2	
					Прочие виды						
Poa alpigena s.l.	2	+	+	+	1	1	1	+	+	+	V^{+-2}
Saxifraga cernua	1	1	+	1	1	+	+	·	·	·	V^{+-1}
Artemisia tilesii	1	+	1	+	1	1	+				V^{+-1}
Senecio resedifolius	+	+	+	+	+	+	+				V^{+}
Oxyria digyna	+	·	+	r	r	r	+				V^{r-+}
Saxifraga nelsoniana	+	+	·	+	r	+	+				V^{r-+}
Saussurea tilesii	+	+	2	·	2	1	1				V^{+-2}
Lloydia serotina	r	+	+	·	+	+	+				V^{r-+}
Rumex acetosa subsp. *pseudoxyria*	+		·	r	r	+	+				IV^{r-+}
Lagotis minor	r		·	+	+	+	r	·	·	·	IV^{r-+}
Equisetum arvense subsp. *boreale*	1		+	1	·	·	·	+	+	1	III^{r-1}
Chrysosplenium alternifolium	+	+									II^{+}
Saxifraga hieracifolia	r		·	r							II^{r}
Saxifraga hirculus	·		r	·							I^{r}
Luzula confusa	·		·	+			·				I^{+}
Gastrolychnis apetala				·			+				I^{+}
Draba hirta							+				I^{+}

Примечание. Римскими цифрами указан класс постоянства; «r», «+» и арабскими цифрами обозначены покрытие и обилие по шкале Браун-Бланке, точкой — отсутствие вида. Звездочкой отмечен номер описания номенклатурного типа синтаксона. При выделении синтаксона его споровый компонент не учитывался, так как моховой покров угнетен, лишайники единичны.

бинаций доминирующих видов (Заноха, 1993). Таким образом, учитывая бореальный состав доминантов и фитоценотическое своеобразие описываемых лугов, уместно предположить, что ассоциация Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi на зональном градиенте представляет собой самый северный вариант высокотравных лугов, основной ареал распространения которых связан со значительно более южными ландшафтами. По мнению А. П. Шенникова (1941), сообщества такого типа представляют собой более раннюю стадию сингенеза класса настоящих лугов. В качестве одного из признаков неустоявшихся сообществ он указывает горизонтальную неоднородность травяного яруса вследствие разрастания доминантов и образования ими куртин и зарослей. В дальнейшем по мере развития дернового процесса эти различия исчезают. К сожалению, о сукцессионных взаимосвязях ассоциаций Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi и Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici из-за малочисленности данных судить затруднительно. Однако, по нашим наблюдениям в природе, можно допустить, что со временем сообщества первой могут смениться сообществами второй ассоциации. Подтверждением этого отчасти является следующий факт: в сообществах

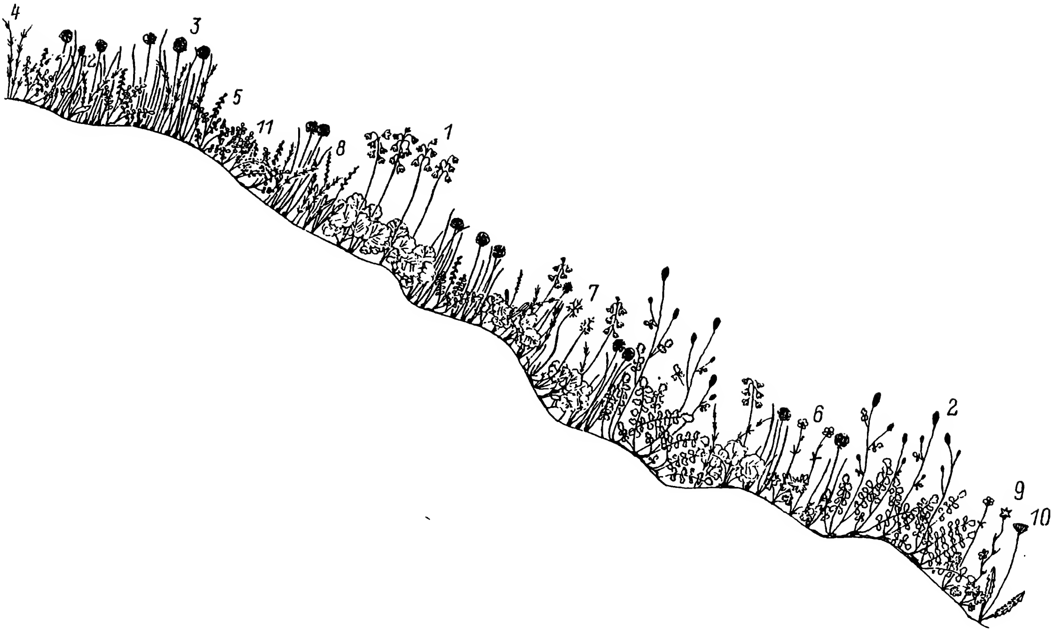


Рис. 4. Вертикальная структура сообщества ассоциации Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi.

1 — *Cortusa matthiolii* subsp. *altaica*; *2* — *Sanguisorba officinalis*; *3* — *Allium schoenoprasum*; *4* — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*; *5* — *Astragalus umbellatus*; *6* — *Ranunculus borealis*; *7* — *Festuca cryophila*; *8* — *Polygonum viviparum*; *9* — *Saxifraga cernua*; *10* — *Taraxacum macilentum*; *11* — *Tanacetum bipinnatum*; *12* — *Saussurea tilesii*.

ассоциации Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi, граничащих с сообществами основной луговой ассоциации, содержатся признаки обоих синтаксонов.

Каковы же причины появления на таких широтах лугов бесспорно более южного типа? Можно предположить, что проникновению так далеко на север бореальных видов *Sanguisorba officinalis*, *Allium schoenoprasum*, *Cortusa matthiolii* subsp. *altaica* способствовала близость Енисейского залива. В районе же устья р. Рогозинки они неожиданно нашли подходящие для себя экологические условия. Возможно, это связано с какими-то историческими факторами, когда здесь подобные луга могли быть распространены шире, а теперь их присутствие носит реликтовый характер. Однако каковы бы ни были причины их возникновения в данном районе, эти луга, безусловно, заслуживают бережного отношения и охраны в качестве памятника природы (Матвеева, Чернов, 1992). Представляют они и значительный научный интерес, так как могут служить естественной моделью для разработки многих вопросов, связанных с адаптацией растений к экстремальным условиям среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., *Савич-Любицкая Л. И.*, *Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.—Л., 1961. 716 с.

Арктическая флора СССР. М.—Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Баркман Я. Верность и характерные виды: критическая оценка // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 936—949.

Городков Б. Н. Полярный Урал в верхнем течении р. Соби // Тр. Бот. музея АН СССР. 1926. Вып. 19. С. 1—74.

Заноха Л. Л. Классификация луговых сообществ тундровой зоны полуострова Таймыр:

ассоциация Pediculari verticillatae—Astragaletum arctici // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 110—121.

Игошина К. Н. Высокогорная растительность Среднего Урала // Журн. Русск. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 3—69.

Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Оазис в тундре // Природа. 1992. № 6. С. 42—46.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166—200.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Опыт изучения прироста цветковых растений в сообществах Таймыра // ДАН СССР. 1983. Т. 272. Вып. 4. С. 999—1002.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 510 с.

Barkman J. J., Moravec J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature Montpellier school of phytosociology // Vegetatio. 1986. Vol. 67. N 3. P. 145—158.

Becking R. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. N 7. P. 411—488.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 XII 1994

SUMMARY

The original diagnosis of the association Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi ass. nova contains the description of composition and structure of plant cover and table with 10 relevees. Main dominants and character species are boreal herbs *Allium schoenoprasum, Cortusa matthiolii* subsp. *altaica* and *Sanguisorba officinalis*. The mosaic plant cover is dense and almost closed, being constructed of two vertical layers. The productivity of the above ground parts of vascular plants is 311 g/m^2. It is supported that this assotiation is close by related to subalpine meadows by the similarity of their structure and composition.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561 : 26(4)
© 1995

Н. И. Стрельникова, В. А. Николаев

НОВЫЙ РОД *GYROCYLINDRUS* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РОССИИ И ДАНИИ[1]

N. I. STRELNIKOVA, V. A. NIKOLAEV. A NEW GENUS *GYROCYLINDRUS* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM PALEOGENE DEPOSITS OF RUSSIA AND DENMARK

В палеогеновых отложениях Поволжья (Камышинская свита) и Дании (формация Молер) обнаружен новый род диатомовых водорослей — *Gyrocylindrus*.

В палеогеновых отложениях Поволжья (Камышинская свита) и Дании (формация Молер) выявлены общие виды диатомовых водорослей, среди которых обнаружен новый род. Материал для исследования в сканирующем электронном микроскопе JSM-35C подготовлен по методике, разработанной В. А. Николаевым (1982). Для изучения структурных элементов внутренней поверхности створки применялись специальные приемы препарирования.

Далее приведено описание нового рода и вида.

Род Gyrocylindrus Streln. et Nikolaev gen. nov.

Frustula longe cylindrica, interdum finibus dilatatis. Valvae rotundae, subconvexae, convexitatibus 2 haud altis symmetrice dispositis, facie exteriore areolis poroideis et canalibus pororum in zona tantum marginali irregulariter, rarius concentrice in seriebus duabus sitis. Areolae in facie exteriore membrana plerumque tectae; aculeoli margine valvae interdum adsunt. Convexitates duae haud altae ocellis orbicularibus apicalibus se invicem opposite ad marginem valvae sitae, ad centrum eius altiores. Ocelli lamella porellis irregulariter dispositis margine angusto structura indistincta rotundo vel hippocrepico cincta. Rimoportula ad marginem valvae sita, facie exteriore tuberculiformis conoidea centro poro orbiculari notata, facie vero interiore late rimiformis marginibus angustis verticaliter elevatis.

Areolae in limbo valvae loculares, loculis foraminulis 2—3 rotundis et poris minutis singulis extus, intus vero foramine apertis, facie valvae exteriore foraminula areolarum series parallelas horizontales poris minutis uniserialibus interjectas et verticales secundarie spirales formantia, facie vero interiore foramina series parallelas formantia diaphragmatibus anuliformibus costulis anastomosantibus haud altis interjectis interdum partita. Limbus valvae basi diaphragmate anulari structura indistincta notatus.

In valvis nonnullis facie exteriore tegumentum tenue perforatum observatur.

Typus generis: *Gyrocylindrus antiquus* Streln. et Nikolaev.

Панцирь длинноцилиндрический, иногда расширенный на концах. Створки

---

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 93-04-7036).

круглые, с высоким загибом, слабовыпуклые, с 2 симметрично расположенными невысокими выпуклостями. На поверхности створки пороидные ареолы и поровые каналы расположены только в краевой зоне, чаще беспорядочно, реже образуют 2 концентрических круга. Ареолы обычно закрыты на наружной поверхности мембраной. На краю створки иногда имеются шипики. 2 невысокие выпуклости с округлыми глазками на их вершинах расположены друг против друга у края створки. Высота выпуклостей увеличивается по направлению к центру створки. Пластинка глазка с неправильно расположенными пореллами окружена узким круглым или подковообразным бесструктурным краем. Двугубый вырост находится у края створки и имеет на наружной поверхности вид конусовидного бугорка с округлой порой в центре, а на внутренней поверхности — вид широкой щели с вертикально приподнятыми узкими краями.

На загибе створки ареолы локулярные. Локулы открыты наружу 2—3 круглыми мелкими отверстиями и отдельными порами, а во внутрь — фораменом. На наружной поверхности створки отверстия ареол образуют параллельные горизонтальные и вторично спиральные вертикальные ряды. Между 2 параллельными рядами отверстий ареол расположен 1 ряд мелких пор. На внутренней поверхности створки параллельные ряды фораменов разделены кольцевидными диафрагмами, между которыми иногда находятся невысокие анастомозирующие ребра. В основании загиба створки бесструктурная кольцевая диафрагма.

На наружной поверхности некоторых створок наблюдается тонкий перфорированный чехол (см. таблицу).

Тип рода: *Gyrocylindrus antiquus* Streln. et Nikolaev.

Gyrocylindrus antiquus Streln. et Nikolaev sp. nov.

Valvae 10—25 mcm in diam., 20—140 mcm altae, areolis supeficie 3—5 pro 10 mcm, limbo 3—5 pro 10 mcm, poris 7—8 pro 10 mcm, in tegumento poris 14—15 pro 10 mcm notatae.

Typus: Regio Volgensis, prov. Ulianovsk, opp. Sengilei, mons Granoe Ucho dictus.

Collectio in cathedra Botanicae facultatis Edaphobiologicae Universitatis Petropolitanae conservatur.

Створки 10—25 мкм в диам., 20—140 мкм выс. Ареол на поверхности створки 3—5 в 10 мкм, пор 7—8 в 10 мкм, на чехле 14—15 пор в 10 мкм.

Тип: Поволжье, Ульяновская обл., г. Сингилей, гора Граное Ухо. Диатомит.

Коллекция хранится на кафедре ботаники биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета.

Таксономическое положение рода неясное. Створки с высоким загибом и кольцевидными диафрагмами известны у представителей порядка *Aulacosirales*, однако морфологические особенности строения локулярных ареол, наличие глазков и положение двугубого выроста не позволяют отнести описываемый род к порядку *Aulacosirales*. Наибольшее сходство новый род имеет с *Cerataulina* Perag. (Hasle, Syvertsen, 1980) по наличию глазков, высокому изгибу, но отличается отсутствием вставочных ободков и очень высоким загибом створки с внутренними диафрагмами. Тонкоперфорированный чехол на поверхности створки является, вероятно, остатком вегетативной клетки, но он не сегментированный, а сплошной и свидетельствует скорее всего о том, что описываемая форма является эндогенной спорой. Аналогичный чехол на створках наблюдался у таких родов, как *Pyxilla* Grev. и *Gladius* Schulz, однако строение створок у них иное, что не позволяет отнести описываемый вид к этим родам. Наличие 2 симметричных выпуклостей с глазками и двугубого выроста на створке дает основание выделить род в самостоятельное семейство — *Gyrocilindraceae* Streln. et Nikolaev fam. nov. и условно отнести его к порядку *Biddulphiales*. Однако не исключено, что *Gyrocylindrus* окажется представителем каких-то древних соленоидных диатомовых водорослей.

Геологическое и географическое распространение рода *Gyrocylindrus* ограничено. Он встречается в узком временнóм интервале и пока известен из диатомитов у г. Сенгилей Ульяновской обл. и в Дании на о-ве Фур.

Около г. Сенгилей Ульяновской обл. на горе Граное Ухо обнажается 30-метровая толща диатомитов Камышинской свиты, верхняя часть которых относится к диатомовым зонам *Hemiaulus proteus* и *Coscinodiscus uralensis* (коллекция Н. И. Стрельниковой, 1975, обнажение 1, образцы 58—60). В Дании на о-ве Фур в обнажении 602 Knuden Stolleklint вскрыта 60-метровая толща диатомитов формации Молер (коллекция K. Perech-Nielsen, 1976). В образцах 602/15,б, 602/14,б, 602/10 встречены диатомовые, близкие по составу видов к комплексам диатомовых водорослей Поволжья.

Общими видами являются *Actinoptychus heterostrophus* A. S., *A. pericavatus* Brun, *Aulacodiscus archangelskianus* Witt, *A. excavatus* A. S., *Coscinodiscus argus* Ehr., *C. oculus iridis* Ehr., *Craspedodiscus klavsenii* Gründl., *C. moelleri* A. S., *Hemiaulus danicus* Grun., *H. februatus* Heib., *Pyxidicula moelleri* (A. S.) Streln. et Nicolaev, *P. arctica* (Grun.) Streln. et Nikolaev, *Trinacria excavata* Heib. f. *excavata*, *T. excavata* f. *tetragona* A. S., *Thalassiosiropsis wittiana* (Pant.) Hasle, *Grunowiella gemmata* (Grun.) V. H.

В поволжских образцах присутствуют *Hemiaulus proteus* Heib. и *Coscinodiscus uraliensis* Jousé — виды-индексы одноименных зон. В датских образцах определены *Hemiaulus* aff. *proteus* Heib., имеющие небольшие морфологические отличия от типовой формы, и *Coscinodiscus josephinus* Grun. — вид, генетически близкий к *C. uralensis* Jousé.

Содержащие диатомовые водоросли отложения как в Поволжье, так и в Дании не имеют хорошей возрастной датировки: они могут быть отнесены к позднему палеоцену или раннему эоцену.

Распространение *Gyrocylindrus antiquus* по разрезу очень ограничено. Этот род появляется в верхах зоны *Hemiaulus proteus* и исчезает в нижней части зоны *Coscinodiscus uralensis*, являясь хорошим стратиграфическим репером определенного возрастного интервала. Н. И. Стрельниковой (1992) этот вид приведен под названием *Cerataulina antiqua* в качестве вида-индекса обсуждаемого интервала отложений, но без описания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Николаев В. А. К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для светового и сканирующего электронного микроскопов // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1677—1680.

Стрельникова Н. И. Палеогеновые диатомовые водоросли. СПб, 1992. 312 с.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. The diatom genus *Cerataulina*. Morphology and Taxonomy // Bacillaria. 1980. Vol. 3. P. 79—113.

Perch-Nielsen K. New silicoflagellates and a silicoflagellate zonation in north European Paleocene and Eocene Diatomites // Bull. Geol. Soc. Denmark. 1976. Vol. 25. P. 27—40.

Санкт-Петербургский государственный университет
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 XI 1993

УДК 582.737 © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

И. В. Сеферова

КОНСПЕКТ СИСТЕМЫ РОДА *CICER* (*FABACEAE*)

I. V. SEFEROVA. THE SYNOPSIS OF THE SYSTEM OF GENUS *CICER* (*FABACEAE*)

В соответствии с правилами современной номенклатуры упорядочена надвидовая систематика рода *Cicer*. Даны латинские диагнозы рядов и таким образом действительно обнародованы выделенные И. А. Линчевским (1948) таксоны. Предложена графическая схема филогенетических связей в роде *Cicer*.

К изучению структуры рода *Cicer* L. исследователи обращались неоднократно. C. Jaubert и E. Spach (1842—1843) предложили первую систему этого рода, в которой разделили на 4 секции 8 известных к тому времени видов. F. Alefeld (1859) частично изменил объем этих секций (считая их группами) и использовал для них новые названия. E. Boissier (1872) распределил по секциям 14 известных ему видов в соответствии со схемой Jaubert и Spach, но, объединив 2 секции в одну, уменьшил число секций до 3. Эти первые системы рода были построены с учетом формальных признаков и сейчас представляют интерес только в плане выявления приоритетных названий таксонов.

Монография М. Г. Попова (1929) явилась итогом углубленного изучения рода *Cicer*. В ней предложена весьма логичная система рода, состоящая из 2 подродов и 4 секций, часть из которых детализирована до подсекций и рядов. Для всех надвидовых таксонов Попов ввел свои названия, однако при этом несколько раз нарушил правило сохранения приоритетных названий. В этой же работе Поповым сделан обстоятельный критический анализ предшествующих систем.

Для «Флоры СССР» обработку рода *Cicer* осуществил И. А. Линчевский (1948). Виды, произрастающие на территории СССР, он разделил по секциям в соответствии с системой Попова и выделил 9 новых рядов. Предложенные им ряды имели естественный объем, но при их опубликовании отсутствовали диагнозы на латинском языке, поэтому эти ряды являются недействительно обнародованными.

Последний монограф рода *Cicer* — L. Maesen (1972). Он использовал систему рода, составленную Поповым и дополненную Линчевским, и описал 3 новых ряда. В следующей работе Maesen (1984) повторил эту систему рода, дополнив ее 2 описанными к тому времени видами.

После обнаружения во флоре Канарских о-вов нового вида *Cicer*, значительно отличающегося от других видов рода, был описан новый монотипный подрод рода *Cicer* (Guerra, Lewis, 1986).

Предлагаемая нами система рода *Cicer* основана на системе Попова, дополненной Линчевским и Maesen. Состав некоторых секций и рядов нами частично пересмотрен, что отмечено в номенклатурных цитатах. Повышены до ранга секций 1 подсекция и 1 ряд. Осуществляется действительное обнародование 5 принимаемых нами рядов Линчевского, 3 ряда и 1 секция описываются впервые. Для всех надвидовых таксонов использованы приоритетные названия, указаны типы и впервые выделены лектотипы.

Cicer L.

1753, Sp. Pl.: 738; Jaub. et Spach, 1842, Ill. Pl. Orient. 1 : 226; Alef. 1859, Österr. Bot. Zeitschr. 9 : 354; Попов, 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 149; Линчевский, 1948. Фл. СССР, 13 : 386; Maesen, 1972, Meded. Landbouw.

Wageningen, 72, 10 : 10; id., 1984, Gen. Res. their expl.: 102; Guerra et Lewis, 1986, Kew Bull. 41, 2 : 459.

Распространение. Африка (Канарские о-ва, Марокко, Эфиопия, Ливия, Египет (южн. часть), Судан), Европа (Греция, о-в Крит, Болгария), Россия (Сев. Кавказ); Азия (Турция, Сирия, Ливан, Израиль, Армения, Азербайджан, Ирак, Афганистан, Пакистан, Индия (Зап. Гималаи), Туркменистан, Таджикистан, Кыргызстан, Узбекистан, Казахстан (южн. часть)). Культурный нут (*C. arietinum* L.) возделывают в пределах естественного ареала рода, а также на территории всего юга Западной и Восточной Европы, на севере и юге Африки, на всей территории Индии, в Мьянме, Австралии, в Северной и Южной Америке. Незначительные посевы имеются в западных частях Китая и Монголии.

Typus: *C. arietinum* L.

Subgen. 1. *Stenophylloma* Guerra et Lewis, Kew Bull. 41, 2 : 459.

Многолетние растения. Рахис заканчивается простым усиком; листочки почти линейные, цельнокрайные. Цветоносы 5-цветковые. Парус 16—20 мм дл.

Typus: *C. canariense* Guerra et Lewis.

Монотипный подрод.

Сев. Африка (Канарские о-ва).

Subgen. 2. *Viciastrum* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 168; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 19.

Многолетние растения. Рахис заканчивается усиком, листочком или игловидной остью; листочки эллиптические, обратнояйцевидные, клиновидные или вееровидные, по краю зубчатые. Цветоносы 1—6-цветковые. Парус (12)15—25(29) мм дл.

Lectotypus (Сеферова, h. l.): *C. songaricum* Steph. ex DC.

Весь естественный ареал рода, кроме Эфиопии, Египта, Судана и Канарских о-вов.

Sect. 1. *Polycicer* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 169, p. p., quoad ser. *Europaeo-Anatolica* M. Pop. 1929, l. c.: 169; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 19, p. p. — Sect. *Arietaria* Jaub. et Spach, 1842, Ill. Pl. Orient. 1 : 83, p. p. — Gr. *Imparipinnata* Alef. 1859, Österr. Bot. Zeitschr. 9 : 355, p. p.

Побеги 15—70 см дл. Листья 30—80(120) мм дл., опадающие; рахис заканчивается листочком или усиком. Цветоносы (1—2)3—4(6)-цветковые.

Lectotypus (Сеферова, h. l.): *C. montbretii* Jaub. et Spach.

Юго-Вост. Европа (Греция, Болгария) и Юго-Зап. Азия (Турция).

Ser. 1. Graeca Seferova ser. nov. — Ser. *Europaeo-Anatolica* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 169, p. p. excl. typo.

Rhachis foliorum inferiorum foliolo, superiorum vero cirro ramoso terminata.

Typus: *C. graecum* Orph.

Рахис нижних листьев заканчивается листочком, верхних — ветвистым усиком.

Typus: *C. graecum* Orph.

Монотипная серия.

Юго-Вост. Европа (Греция).

Ser. 2. *Europaeo-Anatolica* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 169, p. p.; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 20, p. p. — Gr. *Imparipinnata* Alef. 1859, Österr. Bot. Zeitschr. 9 : 355, p. p.

Рахис всех листьев заканчивается листочком.

Lectotypus (Сеферова, h. l.): *C. montbretii* Jaub. et Spach.

Виды: *C. floribundum* Fenzl, *C. heterophyllum* Contandr. et al., *C. isauricum* P. Davis, *C. montbretii* Jaub. et Spach.

Юго-Вост. Европа (Греция, Болгария) и Юго-Зап. Азия (Турция).

Sect. 2. Nano-polycicer (M. Pop.) Seferova comb. nov. — Sect. *Polycicer* subsect. *Nano-polycicer* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 169; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 19.

Побеги 4—10 см дл. Листья 5—30 мм дл., опадающие; рахис заканчивается листочком. Цветоносы 1-цветковые.

Typus: *C. maroccanum* M. Pop. (=*C. atlanticum* Coss. ex Maire).

Монотипная секция.

Сев. Африка (Марокко).

Sect. 3. *Vicioides* Jaub. et Spach, 1842, Ill. Pl. Orient. 1 : 84. — Sect. *Spiroceras* Jaub. et Spach, 1842, l. c.: 84. — Sect. *Polycicer* subsect. *Macro-polycicer* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 169, p. p.; Линчевский, 1948, Фл. СССР, 13 : 391; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 19, p. p. — Gr. *Cirrhifera* Alef. 1859, Österr. Bot. Zeitschr. 9 : 356, p. p.

Побеги (5)15—60(100) см дл. Листья 20—160(200) мм дл., опадающие; рахис заканчивается простым либо ветвистым усиком или листочком. Цветоносы 1—2-цветковые.

Lectotypus (Сеферова, h. l.): *C. songaricum* auct. non Steph. ex DC.: Jaub. et Spach (=*C. anatolicum* Alef.).

Юго-Зап. (Кавказ, Турция, Иран, Ирак, Афганистан), Южн. (Пакистан, Индия) и Ср. (Таджикистан, Узбекистан, Кыргызстан, Казахстан) Азия.

Ser. 3. *Persica* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 169, p. p.; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 19, p. p.

Рахис заканчивается простым или ветвистым усиком. Цветоносы 1—2-цветковые. Парус 14—18 мм дл.

Lectotypus (Сеферова, h. l.): *C. spiroceras* Jaub. et Spach.

Виды: *C. kermanense* Bornm., *C. oxyodon* Boiss. et Hohen., *C. spiroceras* Jaub. et Spach.

Юго-Зап. Азия (Иран, Ирак, Турция).

Примечание. Указанное Maesen (1972) местообитание в Афганистане сомнительно.

Ser. 4. Flexuosa Lincz. ex Seferova ser. nov. — Ser. *Anatoli-Perso-Orientalia* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 170, p. p. excl. typo. — Ser. *Flexuosa* Lincz. 1948, Фл. СССР, 13 : 392, p. p., descr. ross., nom. invalid.; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 19, p. p.

Rhachis cirro simplici vel ramoso terminata. Pedunculi (1)2-flori. Vexillum 18—27(29) mm longum.

Typus: *C. flexuosum* Lipsky.

Рахис заканчивается простым или ветвистым усиком. Цветоносы (1)2-цветковые. Парус 18—27(29) мм дл.

Typus: *C. flexuosum* Lipsky.

Виды: *C. baldschuanicum* (M. Pop.) Lincz., *C. flexuosum* Lipsky, *C. grande* (M. Pop.) Korotk., *C. nuristanicum* Kitam.

Юго-Зап. (Афганистан, Пакистан), Ср. (Таджикистан, Узбекистан, Казахстан, Кыргызстан) и Южн. (Индия) Азия.

Ser. 5. *Anatolo-Persica* (M. Pop.) Lincz. 1948, Фл. СССР, 13 : 391; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 19. — Ser. *Anatolo-Perso-Orientalia* subser. *Anatolo-Persica* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 170.

Рахис нижних листьев заканчивается листочком, верхних — простым или ветвистым усиком. Цветоносы 1—2-цветковые. Парус 19—25 мм дл.

Typus: *C. anatolicum* Alef.

Виды: *C. anatolicum* Alef., *C. balcaricum* Galushko.

Юго-Зап. Азия (Кавказ, Турция, Ирак, Иран).

Ser. 6. *Anatolo-Perso-Orientalia* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 169, p. p., quoad. subser. *Orientalia* M. Pop. цит. соч.: 170, p. p. — Ser. *Songorica* Lincz. 1948, Фл. СССР, 13 : 397, descr. ross., nom. invalidum; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 20. — Ser. *Microphylla* Lincz. 1948, цит. соч.: 400, descr. ross., nom. invalidum; Maesen, 1972, l. c.: 20. — Ser. *Flexuosa* Lincz. 1948, цит. соч.: 392, p. p., nom. invalidum, descr. ross.; Maesen, 1972, l. c.: 20, p. p.

Рахис заканчивается листочком, на верхних листьях — иногда простым коротким усиком или согнутой остью. Цветоносы 1-цветковые. Парус 18—25(29) мм дл.

Lectotypus (Сеферова, h. l.): *C. songaricum* Steph. ex DC.

Виды: *C. fedtschenkoi* Lincz., *C. korshinskyi* Lincz., *C. laetum* Rassulova et B. Scharipova, *C. luteum* Rassulova et B. Scharipova, *C. microphyllum* Royle, *C. paucijugum* Nevski, *C. rassuloviae* Lincz., *C. songaricum* Steph. ex DC.

Юго-Зап. (Афганистан), Ср. (Таджикистан, Узбекистан, Кыргызстан, Казахстан, Туркменистан) и Южн. (Пакистан, Индия) Азия.

Sect. 4. *Tragacanthoides* Jaub. et Spach, 1842, Ill. Pl. Orient. 1 : 85. — Sect. *Acanthocicer* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 170; Линчевский, 1948, Фл. СССР, 13 : 403; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 20. — Gr. *Apiculata* Alef. 1859, Österr. Bot. Zeitschr. 9 : 357.

Побеги 15—60 см дл. Листья 15—100(130) мм дл., жесткие, неопадающие; рахис нижних листьев заканчивается остью или листочком, верхних — заостренной остью, реже коротким жестким усиком, но тогда листочки игловидные. Цветоносы 1(2—3)-цветковые.

Typus: *C. tragacanthoides* Jaub. et Spach.

Юго-Зап. (Иран, Афганистан, Пакистан) и Ср. (Туркменистан, Узбекистан, Таджикистан) Азия.

Ser. 7. Pungentia Lincz. ex Seferova ser. nov. — Ser. *Pungentia* Lincz. 1948, Фл. СССР, 13 : 403, descr. ross., nom. invalidum; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 20, p. p.

Folia 6—10-foliolata; rhachis rigida aciculiformis; foliola triangulari-flabellata, dentibus profundis reflexis; stipulae magnae foliiformes, profunde dentatae. Pedunculi 1-flori.

Typus: *C. pungens* Boiss.

Листья с 6—10 листочками; рахис жесткий, игловидный; листочки треугольно-вееровидные, с отогнутыми глубокими зубцами; прилистники крупные, листовидные. Цветоносы 1-цветковые.

Typus: *C. pungens* Boiss.

Монотипная серия.

Юго-Зап. (Афганистан) и Ср. (Таджикистан) Азия.

Ser. 8. Macracantha Lincz. ex Seferova ser. nov. — Ser. *Macracantha* Lincz. 1948, Фл. СССР, 13 : 404, descr. ross., nom. invalidum; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 20. — Ser. *Flexuosa* auct. non. Lincz.: Maesen, 1972, l. c.: 20, p. p., nom. invalidum.

Folia (10)12—16(22)-foliolata; rhachis tenuis aciculiformis; foliola suborbicularia, laevigato-dentata; stipulae foliorum inferiorum parvae foliiformes, superiorum vero magnae aciculiformes, rarius omnes parvae foliiformes. Pedunculi 1(2)-flori.

Typus: *C. macracanthum* M. Pop.

Листья с (10)12—16(22) листочками; рахис тонкий, игловидный; листочки почти округлые, со сглаженными зубцами; прилистники нижних листьев мелкие, листовидные, верхних — крупные, игловидные, реже все прилистники мелкие, листовидные. Цветоносы 1(2)-цветковые.

Typus: *C. macracanthum* M. Pop.

Виды: *C. macracanthum* M. Pop., *C. rechingerii* Podlech.

Юго-Зап. (Афганистан), Ср. (Таджикистан, Кыргызстан, Узбекистан) и Южн. (Пакистан) Азия.

Ser. 9. Tragacanthoidea Lincz. ex Seferova ser. nov. — Ser. *Tragacanthoidea* Lincz. 1948, Фл. СССР, 13 : 405, descr. ross., nom. invalidum; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 20.

Folia (5)10—16(22)-foliolata; rhachis foliorum superiorum aciculiformis, inferiorum vero aciculiformis vel foliolo terminata; foliola flabellato-rhombea vel orbicularia, breviter triangulari-dentata; stipulae parvae foliiformes. Pedunculi 1(2—3)-flori.

Typus: *C. kopetdagense* Lincz.

Листья с (5)10—16(22) листочками; рахис верхних листьев игловидный, нижних — игловидный или с конечным листочком; листочки вееровидно-ромбические или округлые, с короткими треугольными зубцами; прилистники мелкие, листовидные. Цветоносы 1(2—3)-цветковые.

Typus: *C. kopetdagense* Lincz.

Виды: *C. kopetdagense* Lincz., *C. tragacanthoides* Jaub. et Spach.

Юго-Зап. (Иран) и Ср. (Туркменистан) Азия.

Ser. 10. Subaphylla Seferova ser. nov. — Ser. *Persica* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 169, p. p. excl. typo; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 19, p. p. — Ser. *Pungentia* auct. non Lincz.: Maesen, 1972, l. c.: 20, p. p., nom. invalidum.

Folia 4—12(16)-foliolata; rhachis spina vel cirro brevi rigido terminata; foliola foliorum superiorum aciculiformia, inferiorum vero aciculiformia vel triangulari-flabellata; stipulae parvae rigidae subaciculiformes. Pedunculi 1—2-flori.

Typus: *C. subaphyllum* Boiss.

Листья с 4—12(16) листочками; рахис заканчивается колючкой или коротким жестким усиком; листочки верхних листьев игловидные, нижних — игловидные или треугольно-вееровидные; прилистники мелкие, жесткие, почти игловидные. Цветоносы 1—2-цветковые.

Typus: *C. subaphyllum* Boiss.

Виды: *C. staphianum* Rech. f., *C. subaphyllum* Boiss.

Юго-Зап. Азия (Иран).

Subgen. 3. *Cicer*. — Subgen. *Pseudononis* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 168, nom. illeg.; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 18.

Однолетние или многолетние растения. Рахис заканчивается листочком или усиком; листочки эллиптические или клиновидные, по краю зубчатые. Цветоносы 1(2)-цветковые. Парус 5—12(15) мм дл. (парус длиннее 12 мм встречается только у части сортов *C. arietinum* L.).

Typus: тип рода.

Юго-Зап. (Ливан, Сирия, Израиль, Турция, Иран, Ирак, Афганистан) и Ср. (Таджикистан) Азия, Сев. (Египет, Ливия) и Тропич. (Эфиопия, Судан) Африка и зона возделывания *C. arietinum* L.

Sect. 5. *Chamaecicer* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 168, p. p.; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 18, p. p. — Ser. *Perennia* Lincz. ex Maesen, 1972, l. c.: 19. — Gr. *Imparipinnata* Alef. 1859, Österr. Bot. Zeitschr. 9 : 355, p. p. — Ser. *Perennia* Lincz. 1948, Фл. СССР, 13 : 390, descr. ross., nom. invalid.

Многолетние растения. Листья с 5(7) листочками; рахис заканчивается листочком. Венчик 9—12 мм дл.

Lectotypus (Сеферова, h. l.): *C. ervoides* (Sieb.) Fenzl (=*C. incisum* (Willd.) K. Maly).

Виды: *C. incisum* (Willd.) K. Maly, *C. minutum* Boiss. et Hohen.

Южн. Европа и Средиз. (Греция, о-в Крит), Юго-Зап. Азия (Ливан, Турция, Армения).

Sect. 6. Annua (Maesen) Seferova comb. nov. — Ser. *Annua* Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 19. — Sect. *Chamaecicer* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 168, p. p., excl. typo.

Однолетние растения. Листочки тройчатые.

Typus: *C. chorassanicum* (Bunge) M. Pop.

Монотипная секция.

Юго-Зап. (Иран, Афганистан) и Ср. (Таджикистан) Азия.

Sect. 7. Cuneicicer Seferova sect. nov. — Gr. *Cirrhifera* Alef. 1859, Österr. Bot. Zeitschr. 9 : 356, p. p. — Sect. *Monocicer* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 168, p. p., nom. illeg. — Ser. *Cirrifera* Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 18, nom. illeg.

Plantae annuae. Folia 8—10(22)-foliolata; rhachis foliorum superiorum cirro ramoso, inferiorum foliolo terminata.

Typus: *C. cuneatum* Hachst. ex Rich.

Однолетние растения. Листья с 8—10(22) листочками. Рахис верхних листьев заканчивается ветвистым усиком, нижних — конечным листочком.

Typus: *C. cuneatum* Hachst. ex Rich.

Монотипная секция.

Сев. (Египет) и Тропич. (Эфиопия, Судан) Африка.

Sect. 8. *Cicer*. — Sect. *Arietaria* Jaub. et Spach, 1842, Ill. Pl. Orient. 1 : 83, p. p., nom. illeg. — Sect. *Monocicer* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 168, p. p., nom. illeg.; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 18. — Gr. *Imparipinnata* Alef. 1859, Österr. Bot. Zeitschr. 9 : 355, p. p.

Однолетние растения. Рахис заканчивается листочком.

Typus: тип рода.

Юго-Зап. Азия (Ливан, Израиль, Сирия, Турция, Иран, Афганистан), Сев. Африка (Ливия) и ареал возделывания *C. arietinum* L.

Ser. 11. Arietina Lincz. ex Seferova ser. nov. — Ser. *Arietina* Lincz. 1948, Фл. СССР, 13 : 388, descr. ross., nom. invalidum; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 18, p. p.

Folia (7)9—14(18)-foliolata. Vexillum 9—13(15) mm longum.

Typus: typus generis.

Листья с (7)9—14(18) листочками. Парус 9—13(15) мм дл.

Typus: тип рода.

Виды: *C. arietinum* L., *C. echinospermum* P. Davis, *C. reticulatum* G. Ladizinsky.

Юго-Зап. Азия (Турция) и ареал *C. arietinum* L.

Ser. 12. *Macro-arista* Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72,

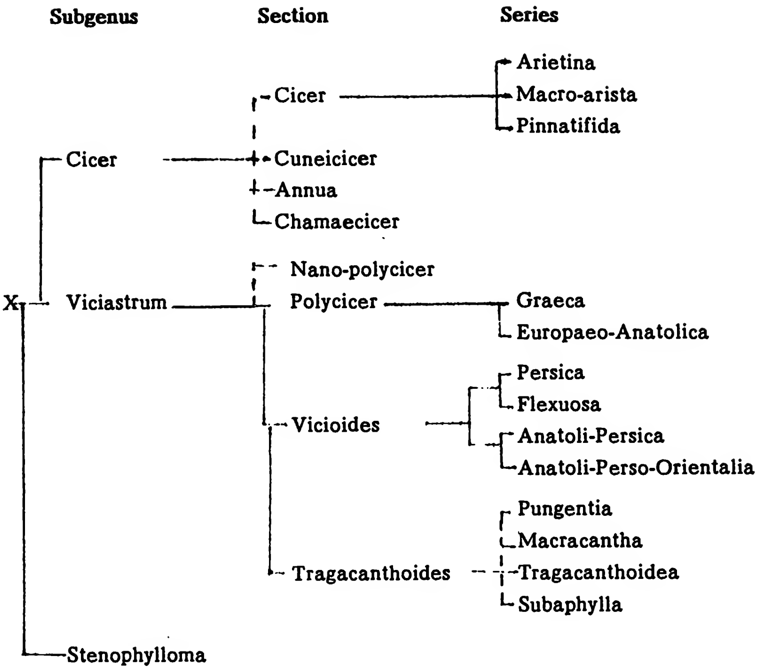


Схема филогенетических связей между надвидовыми таксонами в роде *Cicer* L.
X — предковая форма рода.

10 : 18. — Ser. *Arietina* auct. non Lincz.: Maesen, 1972, l. c.: 18, p. p., nom. invalidum.

Лист с (3)5(7) листочками. Парус 7—9 мм дл.

Typus: *C. yamashitae* Kitam.

Виды: *C. bijugum* Rech. f., *C. yamashitae* Kitam.

Юго-Зап. Азия (Сирия, Турция, Ирак, Афганистан).

Ser. 13. Pinnatifida Seferova ser. nov. — Ser. *Arietina* auct. non Lincz.: Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 18, p. p., nom. invalidum.

Folia (4)7—11(13)-foliolata. Vexillum 5—7(8) mm longum.

Typus: *C. pinnatifidum* Jaub. et Spach.

Лист с (4)7—11(13) листочками. Парус 5—7(8) мм дл.

Typus: *C. pinnatifidum* Jaub. et Spach.

Виды: *C. judaicum* Boiss., *C. pinnatifidum* Jaub. et Spach.

Юго-Зап. Азия (Сирия, Турция, Израиль) и Сев. Африка (Ливия).

Наше представление об эволюционных взаимоотношениях надвидовых таксонов, составляющих род *Cicer*, отражено на схеме (см. рисунок). Эволюционная близость части составляющих систему рода *Cicer* таксонов представляется бесспорной, что на схеме отмечено непрерывными линиями. Родство других таксонов менее определенно и может быть в дальнейшем пересмотрено. На схеме эти таксоны соединены пунктирными линиями.

Примечание. 3 среднеазиатских вида *Cicer* мы принимаем в несколько ином объеме, чем авторы последних обработок (Maesen, 1972; Czerepanov, 1995), что было обосновано в нашей предыдущей работе (Сеферова, 1993). Здесь мы приводим номенклатурные цитаты этих видов в соответствии с нашим представлением об их объеме.

1. *C. macracanthum* M. Pop. 1927, Бюл. Среднеаз. унив. 15 : 16; он же, 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 226; Линчевский, 1948, Фл. СССР, 13 : 404; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 80; Линчевский, 1981, Опр. раст. Ср. Азии, 6 : 329. — *C. incanum* Korotk. 1948, Бот. матер. (Ташкент), 10 : 17; Maesen, 1972, l. c.: 64; Линчевский, 1981, цит. соч.: 329. — *C. acanthophyllum* Boriss. 1970, Нов. сист. высш. раст. 6 : 167; Maesen, 1972, l. c.: 24; Линчевский, 1981, цит. соч.: 330. — *C. garanicum* Boriss. 1970, цит. соч.: 170; Maesen, 1972, l. c.: 58; Линчевский, 1981, цит. соч.: 330.

Typus: «Montes meridionales: Pamir-Alay exterior. In montibus Turkestanicis, ad declivia saxosa alt. 1200 metr. in angustiis Guralasch. 1926 VII 21. Popov» (TASH !).

1a. *C. macracanthum* subsp. *macracanthum*.

Ср. Азия (Туркестанский, Зеравшанский, Гиссарский и Алайский хребты).

1b. C. macracanthum subsp. acanthophyllum (Boriss.) Seferova comb. nov. — *C. acanthophyllum* Boriss. 1970, Нов. сист. высш. раст. 6 : 167.

Typus: «Памир: в верховьях р. Шах-Дары. На каменистых склонах гор. 23 VII 1897. № 2184. С. Коржинский» (LE !).

Ср. Азия (Памир, Бадахшан, Дарвазский хр.).

2. *C. flexuosum* Lipsky, 1904, Тр. С.-Петерб. бот. сада, 23 : 102; М. Попов, 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 210, p. p., excl. subsp. *grande* M. Pop. et subsp. *baldschuanicum* M. Pop.; Линчевский, 1948, Фл. СССР, 13 : 392; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 54; Линчевский, 1981, Опр. раст. Ср. Азии, 6 : 327. — *C. mogoltavicum* (M. Pop.) A. Korol. 1937, Фл. Тадж. 5 : 600; Линчевский, 1948, цит. соч.: 397; Macsen, 1972, l. c.: 87; Линчевский, 1981, цит. соч.: 328. — *C. flexuosum* subsp. *mogoltavicum* M. Pop. 1929, цит. соч.: 211.

Typus: «Боролдай (хребет Каратау)» (LE !).

2a. *C. flexuosum* subsp. *flexuosum*. — *C. flexuosum* subsp. *robustum* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 210.

Ср. Азия: Западный Тянь-Шань (хребты Каратау, Киргизский, Таласский Алатау, Пскемский, Чаткальский, Кураминский) и Памиро-Алай (центральная часть Зеравшанского и Гиссарского хребтов).

2b. *C. flexuosum* subsp. *mogoltavicum* M. Pop. 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 211. — *C. mogoltavicum* (M. Pop.) A. Korol. 1937, Фл. Тадж. 5 : 600.

Typus: «Montes meridionalis: Tian-Schan occidentalis. In montibus Mogol-tau, in glareosis prope pagum Katar-bulak. 1923 VI 16. Popov et Vvedensky» (TASH !).

Ср. Азия (горы Могол-Тау, заходит на Кураминский хр.).

3. *C. grande* (M. Pop.) Korotk. 1948, Бот. матер. (Ташкент), 10 : 18, p. p., quoad pl. e Nuratau, excl. pl. e Kugitang; Maesen, 1972, Meded. Landbouw. Wageningen, 72, 10 : 63, p. p., fig. 14; Линчевский, 1981, Опр. раст. Ср. Азии, 6 : 327, p. p. — *C. flexuosum* subsp. *grande* M. Pop. 1927, Бюл. Среднеаз. унив. 11 : 155; он же, 1929, Тр. прикл. бот. ген. сел. 21, 1 : 210.

Lectotypus (Сеферова, h. l.): «Нуратинские горы, Янг-Оглы. 8 VI 1926. M. Popov» (TASH !).

Ср. Азия (эндемик гор Ак-тау хр. Нуратау).

Примечание. Мы выделяем лектотип этого вида, соответствующий описанию, данному М. Г. Поповым в 1927 г. для subsp. *grande*. Экземпляр, указанный Е. Е. Коротковой (1948) как тип *C. grande* (M. Pop.) Korotk. (LE !), собран на хр. Кугитанг, где не встречается настоящий *C. grande*. Этот экземпляр, по нашему мнению, относится к другому виду — *C. paucijugum* Nevski.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Короткова Е. Е. Новые виды рода *Cicer* L. // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники и зоологии АН УзбССР. 1948. Вып. 10. С. 17—19.

Линчевский И. А. Нут — *Cicer* L. // Флора СССР. М.—Л., 1948. Т. 13. С. 386—406.

Попов М. Г. Род *Cicer* и его виды // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1929. Т. 21. № 1. С. 1—240.

Сеферова И. В. Некоторые среднеазиатские виды рода *Cicer* L. // Тр. 4 Молодежн. конф. ботаников С.-Петербурга. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1993. № 1621-В93. Ч. 1. С. 152—163.

Alefeld F. Tribus 1. *Ciceridae* // Österreichische Botanische Zeitschrift. Wien, 1859. P. 354—357.

Boissier E. Cicer L. // Flora orientalis. Genevae, 1872. T. 2. P. 560—565.

Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states. (The former USSR). Cambridge, 1995. P. 242—243.

Jaubert C., *Spach E.* Illustrationes Plantarum Orientalium. Vol. 1. Paris, 1842—1843. 176 p.

Guerra S. A., *Lewis G. P.* A new species of *Cicer* (*Leguminosae—Papilionoideae*) from the Canary Islands // Kew Bull. 1986. Vol. 41. N 2. P. 459—462.

Maesen L. J. G. van der. Cicer L., a monograph of the genus, with special reference to the Chikpea (*Cicer arietinum* L.), its ecology and cultivation // Mededelingen Landbouwhogeschool. Wageningen, 1972. Vol. 72. N 10. P. 1—342.

Maesen L. J. G. van der. Taxonomy, distribution and evolution of the Chickpea and its wild relatives // Genetic resources and their exploitation. Chickpeas, Faba, Beans and Lentils. Hyderabad, 1984. P. 95—104.

Всероссийский институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 22 VIII 1994

SUMMARY

The supraspecies taxa nomenclature in the system of the genus *Cicer* compiled by M. G. Popov (1929) and subsequently supplemented by I. A. Linczevski (1948) and L. G. I. van der Maesen (1972) is improved. Priority names of sections are restored. We make up an effective publicity of five series adopted by us from nine series which were uneffectively published (due to lack of Latin diagnoses) by Linczevski. Three new series and one section are described. Four series previously described are raised to a section range. Moreover, species composition of some series are reexamined. Types or lectotypes are indicated for all suprespecies taxa. The dimension of three Middle Asiatic species is made clear.

УДК 582.717(479)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

Г. Л. Кудряшова

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВ *SAXIFRAGACEAE* И *PARNASSIACEAE* ФЛОРЫ КАВКАЗА

G. L. KUDRYASHOVA. THE SYNOPSIS OF THE *SAXIFRAGACEAE* AND *PARNASSIACEAE* SPECIES OF CAUCASIAN FLORA

Приведен список дикорастущих видов семейств *Saxifragaceae* (30 видов) и *Parnassiaceae* (1 вид) Кавказа с указанием их ареалов.

Приводимый список видов семейств *Saxifragaceae* и *Parnassiaceae* является результатом критического пересмотра видов этих семейств, выполненного для издания «Конспект флоры Кавказа». Виды расположены по системе, принятой А. С. Лозиной-Лозинской (1939) во «Флоре СССР». Заменены лишь некоторые названия секций на приоритетные, а прежние, приведенные во «Флоре СССР», даны в синонимах без цитации. Как и в опубликованном конспекте видов рода *Allium* флоры Кавказа (Кудряшова, 1992), приводятся только автор и год описания видов, если эти виды указаны во «Флоре СССР», «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1930, 1950), в республиканских и региональных флорах и в конспекте С. К. Черепанова (1973). В случаях расхождения с перечисленными изданиями синонимика и цитация приводятся полностью.

Распространение видов приводится по основным районам, принятым для «Конспекта» (Меницкий, 1991). Учтены приводимые в литературе сведения о местонахождениях, не указанных во «Флоре СССР», «Флоре Кавказа», в республиканских и региональных флорах.

Saxifragaceae Juss.

1. *Saxifraga* L.

Sect. 1. *Ciliatae* Haw. 1803, Misc. nat.: 155, 160. — *Hirculus* (Haw.) Tausch.

1. *S. hirculus* L. 1753. — ЗК; ЦК; ВК; ВЗ; ЮЗЗ.
Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср., Центр., Вост., Юго-Вост. Азия.

2. *S. flagellaris* Willd. ex Sternb. 1810. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ.
Сев. Европа; Сев., Юго-Зап. (Иран), Ср. Азия; Сев. Америка.

Sect. 2. *Cymbalaria* Griseb.

3. *S. cymbalaria* L. 1753. — *S. huetiana* Boiss. 1856. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
Вост. Европа; Зап. Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Sect. 3. *Cotylea* Tausch. 1823, Hort. Canal.: 1. — *Miscopetalum* Haw.

4. *S. rotundifolia* L. 1753. — *S. repanda* Willd. ex Sternb. 1810, Revis. Saxifr.: 17. — *S. coriifolia* (Somm. et Levier) Grossh. 1930, Фл. Кавк. 1-е изд. 2 : 235. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ.
Центр., Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Примечание. Мы не считаем, что кавказские растения представляют собой отдельный вид; они ничем не отличаются от европейских, и признаки их изменчивы в тех же пределах, что и у европейских (форма листьев и зубцов, плотность и окраска снизу, величина и форма соцветий).

Sect. 4. *Tridactylites* (Haw.) Griseb.

5. *S. tridactylites* L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.
Атл., Сев., Центр., Южн., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, сев. Иран, сев. Ирак).

6. *S. adscendens* L. 1753. — ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ.
Атл., Сев., Центр., Южн., Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция); Сев. Америка.

Sect. 5. *Saxifraga.*

7. *S. sibirica* L. 1762. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
Южн., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср., Центр., Вост. Азия.

Sect. 6. *Dactylites* Tausch.

8. *S. moschata* Wulf. in Jacq. 1781. — *S. pontica* Albov, 1895. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
Центр., Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

9. *S. verticillata* Losinsk. 1935. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
Эндемик.

10. *S. exarata* Vill. 1799. — *S. adenophora* C. Koch, 1847. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
Центр., Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

11. *S. trautvetteri* Manden. 1939. — ЮЗЗ.
Эндемик. Известен пока только из классического местообитания (окр. Бакуриани).

Sect. 7. *Ligulatae* Haworth. 1803, Misc. nat.: 155, 159. — *Aizoonia* Tausch.

12. *S. cartilaginea* Willd. ex Sternb. 1810. — *S. kolenatiana* Regel, 1865. — *S. paniculata* Mill. subsp. *cartilaginea* (Willd.) D. A. Webb, 1963, Feddes Repert. 68 : 208. — ЗК; ЦК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
Юго-Зап. Азия (Иран).

Примечание. *S. kolenatiana*, приводимый во всех флорах как самостоятельный вид (за исключением «Flora caucasica critica» и «Флоры Абхазии»), был описан на основании непостоянных признаков — формы листьев, наличия ресничек по краю листьев, окраски листочков околоцветника, входящих в амплитуду изменчивости признаков *S. cartilaginea*, поэтому не может быть признан самостоятельным.

Sect. 8. *Pophyrion* Tausch. 1823, Hort. Canal.: 1. — *Porophyllum* Gaudin, 1828, Fl. Helv. 3 : 84. — *Kabschia* Engl.

13. *S. caucasica* Somm. et Levier, 1894. — ЗК; ЦК.
Эндемик центральной части Большого Кавказа.

14. *S. sosnowskyi* Manden. 1956. — ЮЗЗ.
Эндемик Малого Кавказа.

Примечание. До сих пор вид известен из нескольких местонахождений в Грузии. От близкого *S. caucasica* помимо указанных автором вида признаков отличается также более широкими лепестками.

15. *S. subverticillata* Boiss. 1872. — *S. kusnezowiana* Oetting. 1910. — ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ.
Эндемик Большого Кавказа.

Примечание. *S. kusnezowiana* долгое время приводился в литературе только по первоописанию, так как ни типа, ни аутентичного материала в распоряжении исследователей не было. Автор вида Г. Эттинген сравнивал *S. kusnezowiana* с *S. juniperifolia* как с наиболее близким видом. Однако, даже судя по описанию, *S. kusnezowiana* ближе всего к *S. subverticillata*, что было отмечено нами в 1967 г. (Галушко, Кудряшова, 1967). Сейчас мы располагаем типом *S. kusnezowiana*, присланным из Тартуского (бывш. Юрьевского) университета, и несколькими гербарными листами, собранными сотрудниками БИН Т. Н. Поповой и Ю. Л. Меницким в классическом местообитании (на Мамиссонском перевале). За это время собран также материал по *S. subverticillata* из новых пунктов. Изучение всего гербария по обоим видам окончательно убедило нас в том, что *S. kusnezowiana* ничем не отличается от *S. subverticillata*, в том числе и листорасположением, мутовчатым или сплошным на побегах. Местонахождение, указываемое для *S. kusnezowiana*, расположено в центральной части ареала *S. subverticillata*.

16. *S. colchica* Albov, 1895. — ЗК; ЗЗ.
Эндемик Западного Кавказа.

Примечание. *S. colchica* — вид, очень близкий к *S. subverticillata*. Главное различие между ними в строении и величине листьев: у *S. colchica* они более короткие и узкие (похожи на хвою лиственницы), у *S. subverticillata* они более длинные и расширены кверху. Кроме того, для *S. subverticillata* характерно наличие листьев разной длины в одной мутовке.

17. *S. pseudolaevis* Oetting. 1909. — *S. biebersteinii* Sipl. 1982, Phytologia, 15, 3 : 192. — ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ.

Эндемик.

Примечание. *S. biebersteinii* описан на основании 3 гербарных экземпляров. Типовой экземпляр в LE отсутствует, 2 других лежат в пачках с видом *S. pseudolaevis*: 1) «Девдоракский ледник, 14 июля 1888 г., И. Акинфиев»; 2) «In monte Fidar fr., 21 VIII 1923, N 433, G. Woronow». Оба экземпляра представляют собой типичные *S. pseudolaevis* и собраны в центральной части ареала *S. pseudolaevis*. В описании *S. biebersteinii* использованы изменчивые признаки *S. pseudolaevis*.

18. *S. caspica* Sipl. 1982, Phytologia, 51, 3 : 193. — *S. meyeri* Manden. 1977. — ВК.

Эндемик.

Примечание. Насколько можно судить по гербарию, *S. caspica* гибридизирует с *S. juniperifolia*. Гибридными признаны растения, форма листьев и форма лепестков у которых промежуточные между таковыми у исходных видов. Гибридные экземпляры считаем нужным процитировать: 1) «Верховья р. Самур-чая, АзССР, 6 VIII 1952, Ал. и Ан. Федоровы»; 2) «Азерб. ССР, Кусарский р-н, окр. сел. Лаза, правый борт Кусар-чая, подъем на Карадаг, 12 VII 1978, Ю. Меницкий, Т. Попова, З. Клочкова»; 3) «АзербССР, Кусарский р-н, окр. сел. Кузун, правый борт р. Кусар-чай, на скалах, 10 VII 1973, № 182, 201, 354, О. Виноградов, Ю. Меницкий, Т. Попова».

19. *S. charadzeae* Otschiauri, 1963. — ВК.

Эндемик.

20. *S. juniperifolia* Adam. 1805. — *S. grisea* Sipl. 1982, Phytologia, 15, 3 : 198. — ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

21. *S. ruprechtiana* Manden. 1956. — *S. polytrichoides* Sipl. 1982, Phytologia, 15, 3 : 194. — ВК.

Эндемик.

22. *S. scleropoda* Somm. et Levier, 1894. — *S. abchasica* Oetting. 1907. — *S. desoulavyi* Oetting. 1910. — *S. sommieri* (Engl. et Irmsch.) Sipl. 1982, Phytologia, 15, 3 : 196. — *S. unefoveolata* Sipl. 1982, l. c.: 196. — ЗК; ЦК; ЦЗ.

Эндемик.

23. *S. carinata* Oetting. 1907. — ЦК.

Эндемик.

Примечание. Вид известен из классического местообитания: Кабардино-Балкария, верховья Черека Балкарского, поляна Штулу, 1987, № 6375, Г. Кудряшова (LE). Приводится также И. С. Косенко (1970) для Северо-Западного Кавказа («скалы у ст. Переправной»).

24. *S. dinnikii* Schmalh. 1892. — ЦК; ВК.

Эндемик Северного Кавказа.

25. *S. columnaris* Schmalh. 1892. — ЦК; ВК.

Эндемик Северного Кавказа.

26. *S. oettingenii* Galushko et G. Kudr. 1967, Дер. куст. Сев. Кавк.: 176. — ЦК (Малка).

Эндемик. Известен только из классического местообитания.

27. *S. akinfievii* Galushko et G. Kudr. 1967, Дер. куст. Сев. Кавк.: 173. — ЦК (Малка).

Эндемик. Известен только из классического местообитания.

2. *Chrysosplenium* L.

1. *C. alternifolium* L. 1753. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ.

Сев., Центр., Южн., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция), Центр., Вост. Азия; Сев. Америка.

2. *C. albovianum* Kuthath. 1948. — ЗЗ (Абхазия).

Эндемик.

3. *C. dubium* J. Gay ex Ser. 1830. — *C. macrocarpum* Cham. 1831. — ЗК; ЗЗ; ЦЗ.

Средиз. (южн. Италия); Юго-Зап. Азия (Турция).

Parnassiaceae S. F. Gray.

1. *Parnassia* L.

1. *P. palustris* L. 1753. — ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

Атл., Сев., Центр., Южн., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап. (сев. Ирак, сев.-зап. Иран, Пакистан), Ср., Центр., Вост., Южн. Азия; Сев. Америка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 1. Ростов, 1965. 247 с.

Галушко А. И., Кудряшова Г. Л. Сем. *Saxifragaceae* Juss. // Деревья и кустарники Северного Кавказа. Нальчик, 1967. С. 166—189.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 2. 1-е изд. Тифлис, 1930. 467 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 3. 2-е изд. Баку, 1950. 497 с.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 614 с.

Кудряшова Г. Л. Конспект видов рода *Allium* (*Alliaceae*) Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 86—88.

Лозина-Лозинская А. С. Сем. *Saxifragaceae* Juss. // Флора СССР. М.—Л., 1939. Т. 9. С. 134—270.

Меницкий Ю. Л. Проспект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. 1—30). Л., 1973. 668 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 III 1995

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.271
© 1995

Л. В. Жакова

TOLYPELLA SPICATA (*NITELLACEAE*) — НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ ВИД *CHAROPHYTA*

L. V. ZHAKOVA. *TOLYPELLA SPICATA (NITELLACEAE)* — THE NEW SPECIES OF *CHAROPHYTA* FOR THE RUSSIAN FLORA

Приведено описание вида *Tolypella spicata*, впервые обнаруженного на территории России в озерах бассейна р. Большой Роговой Большеземельской тундры; обсуждается его таксономическое положение.

При изучении харовых водорослей из гербария отдела альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН была обнаружена не известная ранее для флоры России водоросль *Tolypella spicata* (R. D. W.) R. D. W.

Материалом для исследования послужили образцы, собранные В. М. Катанской и М. В. Гецен в озерах Большеземельской тундры летом 1960, 1966 и 1983 гг.

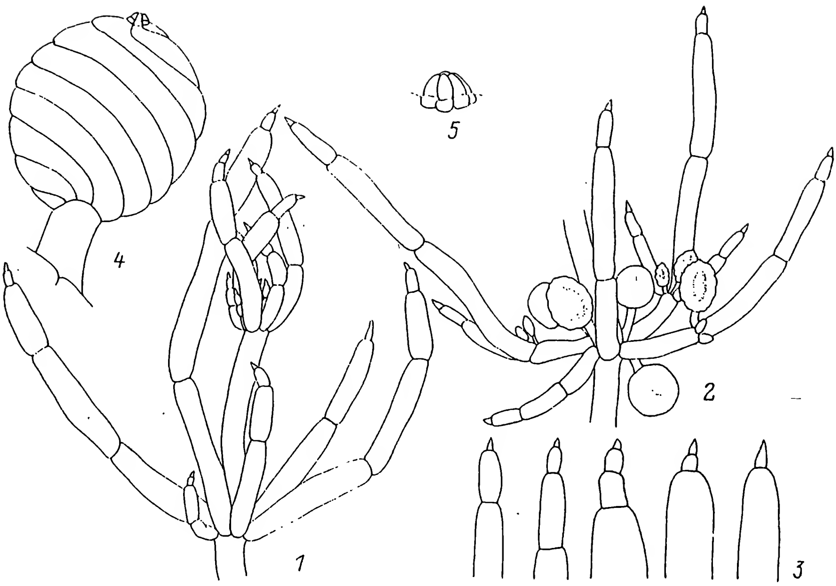
Обнаруженный вид характеризуется мутовками только с неразветвленными 3—5-клеточными стерильными листьями с короткой заостренной конечной клеткой, антеридиями и оогониями, расположенными на одном и том же растении в основании фертильных мутовок и в несущем листочки узле листа, на довольно длинных ножках. По этим признакам он относится к секции *Rothia* R. D. W. рода *Tolypella* (A. Br.) A. Br. Как *Tolypella spicata* (R. D. W.) R. D. W. вид был определен по монографии R. Wood и K. Imahori (1965).

Обсуждаемая водоросль была описана Wood (1962) как *T. intricata* var. *intricata* f. *spicata* на основании 3 образцов, собранных в Северной Америке (США, штат Калифорния). Сведения об экологии водоросли отсутствуют. Судя по доступным автору литературным данным, за прошедшие 30 лет эта водоросль ни разу не указывалась во флорах других регионов. Название *T.spicata* приводится по работе Wood и Imahori (1965 : 781). Далее дано описание вида и указаны местонахождения его на территории России.

Tolypella spicata (R. D. W.) R. D. W. 1965, in Wood, Imahori, A revis. of the *Characeae*, 1 : 781. — *T. intricata* (Trent. ex Roth) Leonh. em. R. D. W. var. *intricata* f. *spicata* R. D. W. 1962, Taxon, 11, 1 : 23; Wood, Imahori, 1964, A. revis. of the *Characeae*, 2: icon 393; id. 1965, l. c. 1 : 743. — *T. californica* A. Br. 1882, in Braun, Nordsted, Fragm. Einer Monogr. der Characeen: 16, pro parte.

Местонахождения. Архангельская обл., Ненецкий национальный округ, Большеземельская тундра, бассейн р. Большой Роговой, озера Падимейты, Лола-Кулига, Большой Харбей. На глубине от 1 до 6 м на галечно-глинистом и глинисто-песчаном с наилком и камнями, а также на илистом и илисто-глинистом грунтах.

Растение однодомное, очень нежное, до 15 см выс., светло-зеленое или коричневато-зеленое, не инкрустированное известью. Стебли 360—500 мкм в диам., ветвятся на всем протяжении, ветвление симподиальное, дихотомическое



Tolypella spicata.

1 — внешний вид стерильной мутовки; *2* — внешний вид плодоносящей мутовки; *3* — листовые концы; *4* — оогоний; *5* — коронка оогония.

или пучковидное, но развиваются преимущественно 2 ветви, остальные, как правило, замедляются в росте. Междоузлия снизу вытянутые, к верхушке укороченные. Стерильные листья неразветвленные, по (4)—6(8) в мутовке, разных размеров: несколько (1—3) очень коротких, 1 или несколько длинных, до 1.2 см дл., остальные средних размеров, 0.5—0.6 см дл., состоят из (3)4—5 клеток, различных по длине; конечная клетка довольно мелкая, клиновидная, с широким или узким основанием, слегка заостренная, но не шиповидная. Плодоносящие листья разные по длине, сложные, с явно обособленной осью из 4—5 клеток и с 1 несущим листочки узлом. Листочков 1—2 или они отсутствуют, простые, из (1)3—4 клеток; листовой конец из 3—4 клеток, изредка редуцирован; конечная клетка клиновидная, заостренная, но не шиповидная. Плодоносящая мутовка разреженная, двухтипная, из стерильных простых листьев разной длины — от очень коротких (акцессорных) до очень длинных, из сложных разветвленных плодоносящих веточек, также различных по длине. Плодоносящие мутовки образуют разреженные дихазии, головок не образуют. Гаметангии разъединенные и объединенные, в большом количестве в основании мутовки (преобладают антеридии), на листовых узлах по 2—3 вместе, реже одиночные (преобладают оогонии), на длинных или коротких ножках, как исключение, сидячие. Оогонии (незрелые) овально-эллипсоидной формы, (345)380—500 мкм дл., (320)355—490 мкм шир., спиральные клетки образуют 7—9 извивов, на верхних концах не вздутые; коронка не опадающая, плотная, коническая, 50—60 мкм выс., 70—90 мкм шир., с более длинными клетками в верхнем ряду. Ножка оогония 85—215 мкм дл. Ооспоры яйцевидной или широкоэллипсоидной формы, 310—360(410) мкм дл., 260—320(350) мкм шир., светло-коричневые, с 7—8 слабо выступающими, но отчетливыми ребрами, 15—21 мкм выс. Межреберная впадина (fossa) 40—60 мкм шир., у вершины расширяется незначительно. Базальные коготки слабо выступающие. Оболочка желто-коричневая, гладкая, редко — неровная, но без структуры; при переходе поверхности на ребро иногда наблюдалась небольшая беспорядочная складчатость, или буг-

Сравнительная характеристика основных морфологических признаков
Tolypella prolifera, T. intricata, T. spicata

Признаки	*T. spicata* (ориг.)	*T. spicata* (Wood, Imahori, 1964, 1965)	*T. prolifera* (Голлербах, Красавина, 1983)	*T. intricata* (Голлербах, Красавина, 1983)
Инкрустация	Неинкрустированное	Неинкрустированное	Сильно инкрустированное	Инкрустированное
Высота	До 15 см	До 15 см	20—40 см	15—25(40) см
Диаметр стебля	360—500 мкм	До 750 мкм	Более 1 мм	1 мм и более
Стерильные мутовки	(4)—6(8) простых листьев из (3) 4—5 клеток	Стерильные листья простые из 5 клеток, редкие	6—20 простых листьев из 3—5 клеток	6—7 сложных листьев с 1—2 узлами, а также 6 и более простых акцессорных
Плодоносящие мутовки	3—6—7 веточек, образуют разреженный дихазий	4—6 веточек, образуют разреженную головку в форме колоска	5—7 веточек, в плотных головках	В крупных плотных головках
Плодоносящие листья	Сложные, с 1 узлом	Сложные, с 1—3 узлами	Сложные, с 2(3) узлами	Сложные, с 2—3(4) узлами
Листочки	Простые, по 1—2 в узле	Простые, по 2 в узле	Нижние сложные, верхние простые, 2—4 в узле	Нижние сложные, верхние простые, 3—5 в узле
Гаметангии	Разъединенные, редко объединенные	Разъединенные или объединенные	Объединенные	Объединенные
Оогонии	Короткостебельчатые, редко сидячие, (345)380—500 мкм дл., (320)355—490 мкм шир., 7—9 извивов	Ножка отсутствует, сидячие, 420—450 мкм дл., 345—375 мкм шир., 10—12 извивов	Короткостебельчатые или сидячие, 420—470 мкм дл., 335—375 мкм шир., 10—12 извивов	Стебельчатые, сидячие, 430—530 мкм дл., 340—400 мкм шир., 10—12 извивов
Коронка оогония	В верхнем ряду клетки чуть вытянутые	В верхнем ряду клетки чуть вытянутые	В верхнем ряду клетки значительно вытянутые	В рядах клетки более или менее равновеликие
Ооспоры	Светло-коричневые, 220—360(410) мкм дл., 200—327(350) мкм шир.	Темно-красновато-коричневые, 330—345 мкм дл., 285—300 мкм шир.	От желто-коричневых до коричневых, 315—345 мкм дл., 250—265 мкм шир.	От золотисто-желтых до светло-коричневых, 310—400 мкм дл., 250—300 мкм шир.
Ребра	7—8, слабо выступающие, но отчетливые	8—9, выступающие, крыловидные	8—9, тонкие, сильно выдающиеся, обычно крыловидные	9—10, тонкие, выдающиеся, иногда крыловидные
Оболочка ооспоры	Гладкая, желто-коричневая	Гладкая, оранжево-коричневая	Гладкая, от светло-желтой до желтовато-коричневой	Тонкогранулированная, светло-желтая
Антеридии	Стебельчатые, обычно в основании мутовки, 350—500 мкм в диам.	Стебельчатые, сидячие, в узлах мутовок, до 345 мкм в диам.	Сидячие, реже стебельчатые, 235—250 мкм в диам.	Сидячие и стебельчатые, 310—350 мкм в диам.

ристость, поверхность ребра гладкая. Базальная пластинка 5-угольная, с закругленными углами, гладкая, 50—64 мкм в диам. Антеридии 350—500 мкм в диам., имеют 8 щитков. Ножка антеридия 140—500 мкм дл. (см. рисунок, *1—5*; таблицу-вклейку, *1—3*).

В нижних узлах слоевища формируются многочисленные ризоиды. Легко отваливаются конечные листовые лучи, листочки и концы стерильных листьев.

В систематике харовых водорослей большое значение имеют форма и структура наружной поверхности ооспор. На талломах *T. spicata* наблюдались не полностью созревшие оогонии. Но в некоторых образцах были обнаружены отдельно расположенные зрелые ооспоры с проростками, а также домик ручейника, «облицованный» зрелыми спорами харовых водорослей. Так как вышеуказанные зрелые споры светло-коричневой окраски, округлые в сечении и не сплющенные с боков, а у некоторых проростков были 3-клеточные листья, автор с большой долей уверенности считает, что данные споры принадлежат роду *Tolypella*. Поскольку обнаружено и изучено всего 2 вида — *Nitella opaca* (Bruz.) Ag. и *Tolypella spicata*, найденные отдельно зрелые споры, по-видимому, принадлежат *T. spicata*.

Зрелые споры изучались в сканирующем электронном микроскопе «JEOL» JSM-35C по методике D. John и J. Moore (1987). Микрофотографии сделаны сотрудниками БИН Л. А. Карцевой и Н. В. Ченцовой, за что автор выражает им свою признательность.

По данным Т. А. Власовой с соавт. (1973), названные озера относятся к группе стоковых, стоково-приточных озер с низкой минерализацией воды (20—42 мг/л); ионный состав переходный от типично гидрокарбонатно-кальциевого к гидрокарбонатно-сульфатно-натриевому, с низкой концентрацией фосфора в воде. Грунты с низким содержанием кальция и высоким содержанием фосфора. Процесс нитрификации и в воде, и в грунтах подавлен из-за низкой температуры воды и слабокислой реакции среды (pH — 6.5—7.2). Общее содержание органических веществ — 7.3—26.7 мг/л. Насыщение кислородом — 70—112 %. Уровень биологической продуктивности близок к таковому для озер мезотрофного типа.

По ряду морфологических признаков обсуждаемая водоросль имеет сходство с *T. prolifera* (Ziz ex A. Br.) Leonh. и *T. intricata* (Trent. ex Roth) Leonh., но вместе с тем несколько отличается от описанного Wood и Imahori (1964, 1965) вида *T. spicata*. Приводится сравнительная характеристика этих водорослей (см. таблицу). *T. spicata* наиболее близок к *T. prolifera*, от которого отличается прежде всего маленькими размерами и полным отсутствием инкрустации талломов. Кроме того, у *T. spicata* не образуются плотные плодоносящие головки. У плодоносящих листьев изученных экземпляров только 1 узел с простыми листочками, в то время как у *T. prolifera* наблюдаются сложные плодоносящие листья с 2(3) узлами, обычно несущими сложные листочки. У изученных образцов *T. spicata* отмечается четкая тенденция к разъединенности женских и мужских органов размножения: антеридии располагаются в основании мутовки и лишь единично — в листовом узле, а оогонии в большом количестве развиваются в листовых узлах и лишь изредка — в основании мутовки, тогда как у *T. prolifera* гаметангии всегда объединенные.

От мелких экземпляров *T. intricata* изученная водоросль отличается по двум признакам, имеющим важное таксономическое значение, — по простым неразветвленным стерильным листьям и по гладкой неструктурированной поверхности оболочки ооспор.

Автор выражает свою признательность сотруднику отдела альгологии БИН Р. Н. Беляковой за оказанную помощь в работе.

Работа поддержана грантом Фонда Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Власова Т. А., Барановская В. К., Гецен М. В., Попова Э. И., Сидоров Г. П. Биологическая продуктивность Харбейских озер Большеземельской тундры // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973. С. 147—163.

Голлербах М. М., Красавина Л. К. Определитель пресноводных водорослей СССР. 14. Харовые водоросли. Л., 1983. 190 с.

Braun A., Nordstedt O. Fragmente einer Monographie der Characeen // Königlichen Akademie der Wissenschaften. Berlin, 1882. S. 99—100.

John D. M., Moore J. A. An SEM study of the oospore of some *Nitella* species (*Charales, Chlorophyta*) with description of wall ornamentation and an assessment of its taxonomic importance // Phycologia. 1987. Vol. 26. N 3. P. 334—355.

Wood R. D. New combinations and taxa in the revision of *Characeae* // Taxon. 1962. Vol. 11(1). P. 7—25.

Wood R. D., Imahori K. Iconograph of the *Characeae* // A revision of the *Characeae*. Second part. Weinheim, 1964. Vol. 2. Icon. 387—393.

Wood R. D., Imahori K. Monograph of the *Characeae* // A revision of the *Characeae*. First part. Weinheim, 1965. Vol. 1. P. 904.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 I 1995

УДК 581.9 (470.26)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

И. Ю. Губарева

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ВИСЛИНСКОЙ КОСЕ (КАЛИНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

I. Yu. GUBAREVA. FLORISTIC FINDINGS AT THE VISTULA SPIT (KALININGRAD REGION)

В результате флористических исследований на российской части Вислинской косы были обнаружены 2 вида, новых для России (*Galeopsis angustifolia* и *Carex reichubachii*), 10 видов, новых для Калининградской обл., и 8 видов, новых для территории Вислинской косы.

Последняя ревизионная сводка флоры Калининградской обл. была составлена Е. Г. Победимовой (1956) по итогам экспедиции Ботанического института АН СССР на основе собственных сборов и с учетом литературных сведений; при этом основным литературным источником служил конспект флоры Восточной и Западной Пруссии (Abromeit, 1889, 1903), написанный более чем полвека назад. Прошло достаточно длительное время. Некоторые сведения, касающиеся новых находок на территории области и изменений в распространении видов по ее районам (Андронова, Кученева, 1972, 1978; Гусев, 1974, 1980; Гуджинскас, 1991; Губарева, 1993, 1994), лишь подтверждают необходимость проведения очередных флористических исследований в Калининградской обл.

В настоящей статье представлены данные о новых районах распространения некоторых известных для Калининградской обл. видов растений и о новых флористических находках, обнаруженных автором в ходе исследований в 1990—1994 гг. в северной части Вислинской косы, имеющей в области статус заказника.

Среди растений с заметно расширившимся ареалом в Калининградской обл., впервые обнаруженных на российской части Вислинской косы, было найдено 8 видов.

Acinos arvensis (Lam.) Dandy. Впервые обнаружен вдоль обочины центральной дороги, в 6 квартале (далее — кв.), 14 VIII 1992, Цв., пл. На косу вид, вероятно, попал через паромную переправу с автотранспортом.

Crataegus monogyna Jacq. subsp. *nordica* Franco. Найден на обочине центральной дороги в 1 кв. и на суходольном лугу в пальве, 3 X 1993.

Festuca sabulosa (Anderss.) Lindb. fil. (= *F. beckeri* (Hack.) Trautv. subsp. *sabulosa* (Anderss.) Tzvel.). Обнаружен в 1 кв. Вислинской косы на суходольном лугу по берегу канала, 10 VI 1992. H. Preuss (1906a,b, 1911—1912) указывал на нахождение вида в южной части Вислинской косы (сейчас территория Польши).

Glaux maritima L. Обнаружен по берегу канала у стены из бетонных укреплений, 30 V 1993.

Ophioglossum vulgatum L. Найден на низинном сенокосном лугу во 2 кв., 30 V 1993.

Padus serotina (Ehrh.) Borkh. Впервые найден вдоль обочины лесной дороги, 21 VII 1991. Встречается также в сосняках и смешанных лесах. Цв., пл. Североамериканский интродуцент, культивируемый в Восточной Пруссии.

Plantago dubia L. Обнаружен на суходольном лугу у берега залива (на северо-восточной окраине пос. Коса), 30 V 1993. Кроме того, часто встречался на галечниковой насыпи и вдоль стыков бетонного шоссе.

Trifolium dubium Sibth. Приурочен к обочинам квартальных дорог и тропинок, встречается по сенокосным лугам, 3 VII 1991.

Среди растений, новых для Калининградской обл., на Вислинской косе было найдено 12 видов, в том числе 2 вида, новых для России, и 1 вид, впервые отмеченный в ее северо-западной части.

Achillea setacea Waldst. et Kit. На Вислинской косе это довольно обычное растение, встречающееся даже чаще, чем *Achillea millefolium* L. Впервые найден в пальве на суходольном лугу в 1 кв., 28 VII 1990.

Carex reichubachii Bonnet (= *C. pseudobrisoides* Rchb.) — вид, новый для России. В значительном количестве встречается на Вислинской косе в березняке луговиково-осоковом, 23 VI 1992, где полностью вытесняет схожий с ним вид *C. arenaria* L., доминирующий в условиях косы на дюнах, суходольных лугах и в сосняках. Ближайшие районы распространения — Латвия, Польша, Швеция; в двух последних странах охраняется и имеет категории «2» и «1» соответственно (Red Data Book..., 1993).

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. Обнаружен на территории свалки, юго-западнее пос. Коса, 21 VIII 1992. Цв., пл. Ближайшие районы нахождения вида известны в Литве: в окрестностях городов Вильнюса и Каунаса, а также на ж.-д. ст. Кретинга.

Festuca diffusa Dumort. (= *F. rubra* var. *planifolia* Hack.). Найден на высокотравном сенокосном лугу на границе с Польшей, 2 VI 1991. Очевидно, это одна из западных точек распространения вида, так как в большинстве случаев он отмечается для центральных областей Восточной Европы (Цвелев, 1976).

F. filiformis Pourr. (= *F. tenuifolia* Sibth.). Обнаружен на низинном сенокосном лугу, 30 V 1993.

F. valesiaca Schleich. ex Gaud. Найден в межбугровых впадинах закрепленного участка дюн в 1 кв., 27 V 1992.

Galeopsis angustifolia (Ehrh.) Hoffm. — вид, новый для России, обнаруженный первоначально на юге Калининградской обл. (И. Губарева, 18 VII 1989), а затем в Калининграде (Ю. Подливаличева, Т. Полякова, 28 VI 1993) и на Вислинской косе (И. Губарева, 9 VII 1993). В странах Балтийского региона подлежит охране в Литве, Польше, Германии, Швеции (категория редкости «3») (Red Data Book..., 1993), известен в Дании.

Hieracium creperiforme Juxip. Встречается вдоль обочины квартальной дороги, в сосняке, в 23 кв., 5 VII 1991. Цв., пл. *H. lehbertii* (Zahn) Juxip. найден в зарослях кустарников на берегу залива, встречается довольно часто, 5 VII 1991. Цв., пл.

×*Leymotrigia bergrothii* (Lindb. fil.) Tzvel. Стерильный гибрид *Leymus arenarius* (L.) Hochst. и *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Обнаружен на берегу залива в высокотравье, 26 VI 1992.

Plantago urvillei Opiz. Найден на юге российской части Вислинской косы в высокотравье сенокосного луга у границы с Польшей, 3 VII 1991.

Rubus scissus W. C. Wats. Обнаружен в 6 кв. на опушке смешанного леса, 11 IX 1991. Новый для западной части России вид.

Таким образом, если за основу флористического списка Калининградской обл. взять совокупность списков J. Abromeit (1898, 1940) и Е. Г. Победимовой (1956), как наиболее полных, и учесть флористические находки последующих лет, то после флористических работ на Вислинской косе можно говорить о том, что флора области пополнилась 10 видами, 1 подвидом и 1 гибридом.

Выражаю искреннюю благодарность за критический пересмотр, уточнение и определение гербарного материала Н. Н. Цвелеву (*Lamiaceae, Plantaginaceae, Poaceae*), Р. В. Камелину (*Rosaceae*), Т. В. Егоровой (*Cyperaceae*), А. В. Сенникову (*Asteraceae*). Также хочу поблагодарить фонд Дж. Сороса и Академию естественных наук России за оказанную финансовую поддержку моих работ на территории заказника «Вислинская Коса».

Гербарные образцы хранятся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Калининградского государственного университета и в личной коллекции автора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова Н. Н., Кученева Г. Г. Заметки к флоре Калининградской области // Зап. Калининградск. отд. Геогр. о-ва. 1972. Вып. 1. С. 141—160.

Андронова Н. Н., Кученева Г. Г. Локальное местообитание *Ornithopus perpusillus* L. в Калининградской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 1. С. 134—135.

Губарева И. Ю. О предварительном анализе флоры Вислинской косы // XXV Науч. конф. Калининградск. гос. ун-та. Тез. докл. Калининград, 1993. С. 73.

Губарева И. Ю. Новые флористические находки на территории Калининградской области // XXVI Науч. конф. Калининградск. гос. ун-та. Тез. докл. Калининград, 1994. С. 75.

Гудзинскас З. А. Дополнения к адвентивной флоре Калининградской области. Семейство *Poaceae* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1441—1446.

Гусев Ю. Д. Новые данные по адвентивной флоре Калининградской области // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 10. С. 1458—1460.

Гусев Ю. Д. Новые данные по адвентивной флоре разных областей таежной зоны европейской части СССР // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 249—255.

Дедков В. П., Губарева И. Ю., Киреева Е. Т. и др. Охраняемые растения и растительные сообщества Калининградской области. Калининград, 1990. 88 с.

Победимова Е. Г. Состав, распространение по районам и хозяйственное значение флоры Калининградской области // Геоботаника. 1956. Вып. 10. С. 225—329.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 738 с.

Abromeit J. Flora von Ost- und Westpreussen. Bd 2. Berlin, 1898. 959 S.

Abromeit J. Flora von Ost- und Westpreussen. Bd 2. Berlin, 1940. 1148 S.

Preuss H. Vorarbeit zu einer Flora der Flora der Frische Nehrung // Westpr. Bot. Zool. Ver. Jahrung, 1906a. Bd 28. S. 13—21.

Preuss H. Die Vegetationsverhaltniss der Frische Nehrung (westpreussischen Anteils). Danzig, 1906b. 58 S.

Preuss H. Die Vegetationsverhaltniss der deutschen Ostscekuste // Schrif. Naturforsch. Gesell. Danzing, 1911—1912. Bd 13 (1-2). S. 1—145.

Red Data Book of the Baltic Région. Pt 1. List of threatened vascular plants and vertebrate. Uppsala—Riga, 1993. P. 25—68.

Калининградский государственный университет Получено 28 II 1995

УДК 581.9(571.65) © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

М. Г. Кузнецова

О НАХОДКЕ *OXALIS ACETOSELLA* (*OXALIDACEAE*) НА ЮГЕ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

M. G. KUZNETSOVA. ON THE FINDING OF *OXALIS ACETOSELLA* (*OXALIDACEAE*) IN THE SOUTH OF MAGADAN REGION

Сообщается об очень редком, несомненно, реликтовом местонахождении *Oxalis acetosella*. Вид является представителем новых семейства и рода для флоры Магаданской обл.

Oxalis acetosella L. — бореальный вид, распространенный в таежной области и лесном поясе гор Евразии. В Арктику едва заходит на Мурмане, где встречается в островках березовых и елово-березовых редколесий. Северная граница *O. acetosella* на европейском Севере вплотную подходит к полярному кругу, в Сибири резко уходит на юг (Цвелев, 1988). Изолированно *O. acetosella* найден Б. А. Тихомировым под пологом лиственничного леса в окр. пос. Хатанга. Эта находка указывает на значительно более широкое распространение в недавнем прошлом на севере Сибири не только этого вида, но, вероятно, и темнохвойных лесов (Толмачев, 1980).

Знания о флоре Магаданской обл. активно пополняются и в настоящее время, спустя 10 лет после выхода в свет монографии А. П. Хохрякова (1985), как в результате описания новых видов, пересмотра границ таксонов, так и, безусловно, путем новых флористических находок на обширной территории Северо-Востока. Флора южной части области насыщена океаническими, охотскими и охотско-камчатскими элементами, в том числе реликтовыми видами, обладает значительным эндемизмом. Ее изучение далеко от завершения, многие труднодоступные участки побережья остаются «terra incognita» для ботаников.

Oxalis acetosella найден во время экспедиционных исследований в 1994 г. в районе залива Бабушкина (северное побережье Охотского моря между полуостровами Кони и Пьягина).

Местонахождение: 59°16′ с. ш., 153°38′ в. д., Магаданская обл., Ольский р-н, залив Бабушкина, верхнее течение ручья Хрустального, впадающего в бухту Шхиперова. Каменноберезняк с ольховником, очень редко, 6 VII 1994, М. Кузнецова, Д. Добрынин.

Популяция уязвима, поскольку малочисленна и расположена у ручья в зоне возможного паводка. В начале июля растения находились в вегетативном состоянии. Сборы хранятся в Гербарии Института биологических проблем Севера ДВО РАН.

Вид является представителем новых семейства и рода для флоры Магаданской обл. Это самое северное из известных на российском Дальнем Востоке местонахождений, значительно оторванное от других: около 600 км к юго-востоку до ближайших пунктов произрастания на п-ове Камчатка. Более 1000 км разделяют побережье залива Бабушкина и р. Алдан в Якутии, где *O. acetosella* встречается в долинных елово-лиственничных и еловых лесах из *Picea ajanensis* Fisch. (Определитель..., 1974).

Современный облик растительности побережья залива Бабушкина не соответствует представлениям о типичных местообитаниях *O. acetosella.* Суровые климатические условия (в особенности сильные ветры зимой и поздний сход снежного покрова), а также горный рельеф обусловливают преобладание в ландшафтах тундр, гольцов и зарослей крупных стлаников. Лиственничные леса и редколесья исчезают к востоку от бухты Средней, каменноберезняки, в том числе и тот, в котором найден *O. acetosella*, вытеснены со склонов в узкие, защищенные от ветров с моря долины. Из тундр наиболее типичны сухие кустарничково-лишайниковые и щебнистые (в том числе с *Cassiope lycopodioides*,[1] *Dryas ajanensis, Oxytropis evenorum, O. ochotensis*, реже — *O. czucotica*) влажные кочкарные осоково-пушицевые (*Carex lugens, Eriophorum vaginatum*) и нивальные эрикоидные тундры, где доминируют *Phyllodoce caerulea*, реже — *Rhododendron camtschaticum*, обычны *R. aureum, Sieversia pussila, Lagotis minor, Anemonastrum sibiricum, Primula cuneifolia* и др.

Следует особо отметить близость места находки *O. acetosella* к знаменитому еловому острову из *Picea obovata* в долине р. Яма, в 50 км к северу. Реликтовая природа ели здесь подтверждается наличием целой свиты травянистых растений, из которых дифференциальными для Ямского елового острова являются *Matteuccia struthiopteris, Allium ochotense, Angelica genuflexa, Moneses uniflora*, из других реликтов отметим *Clematis fusca, Melica nutans, Danthonia intermedia, Streptopus amplexifolius, Alnus hirsuta, Anemone debilis, Lonicera chamissoi, Artemisia opulenta, Senecio cannabifolius* и др. (Хохряков, 1989). Хотя *Oxalis acetosella* здесь не отмечен, его местонахождение на ручье Хрустальном следует, вероятно, отнести к реликтам плиоцена—начала плейстоцена, когда темнохвойные леса господствовали на территории Северо-Восточной Азии.

Пользуясь случаем, выражаю благодарность А. В. Андрееву и С. В. Плещенко за предоставленную возможность участвовать в экспедиции по побережью Охотского моря от п-ова Кони до п-ова Пьягина в июне—июле 1994 г., а также Д. В. Добрынину, прекрасному товарищу по работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Определитель высших растений Якутии. Новосибирск, 1974. 543 с.

Толмачев А. И. Сем. *Oxalidaceae* // Арктическая флора СССР. Л., 1980. Вып. 8. С. 13—14.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 396 с.

Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 153 с.

Цвелев Н. Н. Сем. Кислицевые — *Oxalidaceae* // Флора советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 136—140.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Институт биологических проблем
Севера ДВО РАН
Магадан

Получено 8 III 1995

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

УДК 581.9 (502.7)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 8

Т. И. Нечаева, О. В. Петрова

НАХОДКИ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЙ НА ОСТРОВЕ КУНАШИР

T. I. NECHAEVA, O. V. PETROVA. THE FINDINGS OF ADVENTIVE PLANTS IN KUNASCHIR ISLAND

Приведены данные о 6 видах заносных растений, новых для флоры о-ва Кунашир.

Летом 1994 г. О. В. Петрова, чьи сборы цитируются далее, исследовала синантропную флору о-ва Кунашир. В числе собранных ею сорных растений оказались 6 заносных видов, ранее не отмечавшихся во флористических сводках для данного региона (Алексеева, 1983; Ворошилов, 1985; Пробатова, 1985; Буч, 1991) и не представленных в Дальневосточном региональном гербарии (VLA).

Далее приведен перечень этих растений, расположенных в систематическом порядке.

Avena fatua L. Близ пос. Южно-Курильска, у дороги, 13 VIII 1994. Ранее отмечался для о-ва Итуруп.

Bromopsis inermis (Leys.) Holub. Пос. Лагунное, возле дороги, 25 VIII 1994. Новый вид для флоры Курильских о-вов.

Hordeum vulgare L. Пос. Отрадное, у дороги, 20 VII 1994.

Impatiens glandulifera Royle. Пос. Южно-Курильск, на пожарище, 12 VIII 1994. По сообщению В. Ю. Баркалова, этот вид широко распространился на о-ве Кунашир и натурализовался.

Nepeta cataria L. Пос. Южно-Курильск, у реки, 12 VIII 1994. На российском Дальнем Востоке вид был известен только для Приморья, где он собран в 1924 и 1926 гг., а в 1990 г. появился в г. Владивостоке (Нечаева, 1992). Для Курильских о-вов отмечается впервые.

Galeopsis speciosa Mill. Пос. Лагунное, на огороде, 5 VIII 1994. Редкий на Дальнем Востоке заносный вид. Для флоры Курильских о-вов приводится впервые.

Гербарные образцы указанных растений переданы в Дальневосточный региональный гербарий (VLA).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Л. М. Флора острова Кунашир (сосудистые растения). Владивосток, 1983. 132 с.

Буч Т. Г. Сем. *Balsaminaceae* A. Rich. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1991. Т. 5. С. 206—209.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Нечаева Т. И. Новые и редкие для флоры Приморского края адвентивные растения // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 129—131.

Пробатова Н. С. Сем. *Poaceae* Barnhart. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89—384.

Дальневосточный государственный университет
Владивосток

Получено 5 XII 1994

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57) : 582
© 1995

ПАМЯТИ СЕРГЕЯ КИРИЛЛОВИЧА ЧЕРЕПАНОВА

(1921—1995)

N. N. TSVELEV, S. S. IKONNIKOV. TO THE MEMORY OF SERGEY KIRILLOVICH CZEREPANOV (1921—1995)

10 февраля 1995 г. скоропостижно скончался выдающийся российский ботаник, крупный специалист в области систематики и номенклатуры высших растений, главный научный сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) Российской академии наук, доктор биологических наук Сергей Кириллович Черепанов. Родные и близкие, друзья и коллеги были потрясены его внезапной смертью, так как до последнего дня он работал над корректурой второго издания своей фундаментальной сводки «Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)», которую успел полностью проверить.

С. К. родился в Вятке 22 июля 1921 г. в семье рабочего. Еще в раннем детстве он лишился матери, отец умер в 1940 г. Уже в школьные годы С. К. увлекся биологией в значительной степени благодаря знакомству с замечательным вятским краеведом А. Д. Фокиным, сотрудником областного краеведческого музея. Фокин принял большое участие в дальнейшей судьбе талантливого школьника, в какой-то степени заменив ему и отца, и мать. Позднее, в том числе во время войны, С. К. поддерживал с ним самую тесную связь. Фокин оказывал С. К. и материальную поддержку в трудные послевоенные годы. Отчасти под влиянием Фокина после окончания школы в 1939 г. С. К. поступил на биологический факультет Ленинградского государственного университета. В университете С. К. интересовался как грибами, которыми он увлекся еще в школьные годы, так и высшими растениями.

Финская, а затем Великая Отечественная войны помешали дальнейшей учебе С. К. Уже с первого курса он был призван на военную службу и прошел в действующей армии всю Отечественную войну сначала командиром стрелкового отделения, а затем начальником полевой радиостанции. За боевые заслуги С. К. был награжден орденами «Красной звезды», «Отечественной войны» II степени, а также медалями «За взятие Кенигсберга» и «За победу над Германией». Войну он закончил в войсках 3-го Белорусского фронта в районе Кенигсберга, где принял участие в тяжелых боях за взятие этого сильно укрепленного города.

В 1946 г. после демобилизации С. К. вновь поступил на 1-й курс биофака Ленинградского университета и быстро включился в научную работу. На 3—4 курсах он был председателем ботанического кружка при кафедре ботаники; в это же время он стал получать стипендию имени В. Л. Комарова, а на 5 курсе стал сталинским стипендиатом.

В 1950 г. он участвовал в экспедиции БИН по Калининградской обл., руководимой старшим научным сотрудником института Е. Г. Победимовой, еще раз посетив памятные для него места боевых действий, но уже с научными целями. Участниками экспедиции был собран обширный гербарный материал, который и теперь служит основой для флористического изучения области.

В 1951 г. после окончания университета С. К. был направлен в аспирантуру БИН АН СССР. Темой его кандидатской диссертации, которая выполнялась под руководством одного из выдающихся ботаников-систематиков профессора С. В. Юзепчука, была «Монография рода ольха — *Alnus* Mill. s.l.». В ходе работы С. К. совершил поездки на Дальний Восток и в Закавказье, собрав там очень ценный материал. Поскольку отпечатки листьев ольхи широко распространены в ископаемых флорах, С. К. считал одной из задач своей работы тщательное изучение жилкования листьев у разных видов, которое могло бы помочь более точному определению ископаемых образцов. В своей диссертации С. К. одним из первых среди современных ботаников обосновал самостоятельность рода *Duschekia* Opiz (*Alnaster* Spach), занимающего как бы промежуточное положение между ольхой и березой.

В 1954 г. С. К. успешно защитил кандидатскую диссертацию и в этом же году стал младшим научным сотрудником отдела высших растений БИН (руководимого в то время членом-корреспондентом АН СССР Б. К. Шишкиным). Он активно включился в работу по основной теме отдела — составление многотомной сводки «Флора СССР»; ему были поручены обработки значительной части рода василек (*Centaurea* L.) с близкими родами для 28-го тома этого издания и большого рода скерда (*Crepis* L.) для 29-го тома.

В 1955 г. С. К. в качестве флориста участвовал в экспедиции отдела геоботаники по Северному Казахстану, а летом 1956 г. им совместно с Н. Н. Цвелевым и Т. В. Егоровой была предпринята двухмесячная экспедиционная поездка по Южному Закавказью, во время которой было собрано более 5000 гербарных образцов интереснейшего материала главным образом из окрестностей городов Ордубад (Нахичеванская АССР) и Мегри (Армянская ССР). В одном из селений в окрестностях Мегри удалось нанять мальчика с мулом, благодаря этому стал возможен многодневный подъем до вершин Зангезурского хребта. Во время этой поездки, как и в следующих двух экспедиционных поездках по Закавказью (которые С. К. совершил вместе с одним из авторов этой статьи — Н. Н. Цвелевым: в 1957 г. — в Нахичеванскую АССР и Даралагёз, в 1958 г. — в пограничные районы Армении и Грузии между Ленинаканом и Ахалкалаки), особое внимание уделялось поискам редких, в том числе новых для науки видов васильков (*Centaurea* s.l.). Стоит отметить, что эти поиски были весьма успешными. Во время поездки были собраны почти все закавказские виды *Centaurea* s.l., многие из которых были известны в СССР всего из 1—2 точек, причем значительная часть этих видов собиралась в количестве 60 экземпляров для издания в «Списке растений Гербария флоры СССР». Разумеется, собирались и все другие виды, так что в результате каждой из двух поездок в Гербарий БИН поступило более чем 3000 образцов.

Во время трех двухмесячных поездок по Южному Закавказью, осуществлявшихся без машин (наем машины и тогда стоил недешево), такие большие сборы гербарного материала стали возможными лишь благодаря энтузиазму коллектива и особой, успешно применявшейся методике. Основные базы были в какомнибудь городе (Нахичевани, Ленинакане и др.), откуда коллекторы совершали однодневные пешие или автобусные маршруты, а также поездки на несколько дней с базированием в сельских школах. На основные базы заранее, а затем по мере надобности отправлялись посылки с сетками, бумагой и разборными ящиками, в которых потом отсылался собранный и высушенный материал. И почта тогда ни разу не подвела, так что все необходимые материалы были доставлены точно в срок. Гербарный материал собирался в удобные папки, в которые удавалось вместить до 200 гербарных листов.

Из более поздних экспедиций нельзя не отметить Дагестанскую экспедицию БИН, проводившуюся в 1964 г. под руководством С. К. Маршрутами этой экспедиции была охвачена почти вся территория Дагестана — от Кумторкалинского бархана и каспийского побережья севернее Махачкалы до окрестностей Дербента. Участниками экспедиции было собрано более 15 000 образцов, в том числе 25 видов по 60 экземпляров для издания «Список растений Гербария флоры СССР», а также очень большое количество дублетного материала.

В 1978 г. С. К. предпринял вместе с В. Г. Грифом поездку в низовья р. Амур, где ими был найден очень редкий вид рода *Trilium* L. — *T. rhombifolium* Kom. Все, кто участвовал в экспедициях вместе с С. К., отмечали его высокие душевные качества — доброжелательность и умение ладить с людьми, находчивость в сложных ситуациях.

Работая в секторе Сибири и Дальнего Востока Гербария, С. К. проделал большой труд по приведению его в порядок: разобрал «залежи» гербария, заменил износившиеся обложки с основным гербарным материалом, выделил многочисленные дублеты и типовые образцы видов. Большую работу он провел и в дублетном секторе Гербария, куратором которого он был долгое время. В это же время он принимал участие в составлении обработок для различных региональных флор («Флоры Туркмении», «Арктической флоры СССР» и др.).

В 1960 г. С. К. проходит по конкурсу на должность старшего научного сотрудника. В следующие годы расширяется его организационная и редакционная деятельность. Он редактирует очередные выпуски «Списка растений Гербария флоры СССР» и тома нового ежегодника «Новости систематики высших растений» (как заместитель его главного редактора), становится соредактором 28-го тома «Флоры СССР», членом редколлегии «Флоры европейской части СССР».

С. К. всегда интересовался вопросами номенклатуры и тщательно следил за ботанической литературой, составляя картотеку изменений и дополнений к «Флоре СССР». Очень скоро он стал незаменимым консультантом для всех ботаников бывшего СССР по сложным вопросам номенклатуры не только высших, но и низших растений.

С. К. принял активное участие в подготовке и проведении XII Международного ботанического конгресса в Ленинграде в 1975 г. За работы по таксономии растений он был награжден медалью «25-летие Международной ассоциации по таксономии растений», а в 1976 г. был избран членом Международного комитета по типификации родовых названий.

В 1973 г. вышла фундаментальная книга С. К. «Свод дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. 1—30)» объемом 105 печатных листов, которая стала его докторской диссертацией (защищена в 1975 г.). В том же 1975 г. эта книга была опубликована на немецком языке в ФРГ (издательство «Крамер»), а в 1977 г. ей была присуждена Премия имени В. Л. Комарова АН СССР. Эта книга оказала большое влияние на дальнейшее развитие флористики и систематики в СССР, став настольной книгой каждого ботаника. Во введении к «Своду...» С. К. отмечает ошибочность представлений о более или менее полной изученности флоры СССР: «Изучение видового (расового) состава флоры нашей родины далеко еще не завершено... таксономия многих групп высших растений все еще нуждается в дальнейшей разработке... номенклатура таксонов не во всех случаях приведена в соответствие с ныне действующими и постоянно совершенствующимися номенклатурными правилами» (с. 4).

Часть введения к «Своду...» (с. 6—7) посвящена критическим замечаниям в отношении концепции политипического вида. С. К., на наш взгляд, совершенно правильно указывает, что введение триномиальной номенклатуры не способствует стабильности номенклатуры таксонов, а, напротив, ведет к еще большей ее нестабильности, так как в этом случае приходится искать правильное название как для подвидов (что часто бывает нелегко), так и для видов в широком понимании, которым следует подчинять подвиды. Здесь же С. К. пишет о назревшей необходимости переиздания «Флоры СССР» хотя бы в виде конспекта.

За научные успехи и активное участие в общественной жизни БИН С. К. награжден орденом «Знак почета» (1947 г.) и орденом «Дружбы народов» (1981 г.). В 1976 г. он был назначен заместителем заведующего лабораторией систематики и географии высших растений, а с 1978 г. стал членом Ученого совета БИН и специализированного Ученого совета по защите докторских диссертаций, с 1986 г. работал главным научным сотрудником этой же лаборатории.

Существенным вкладом в популяризацию ботанических знаний были около 50 статей, написанных С. К. для различных томов «Большой Советской Энциклопедии».

Под руководством С. К. подготовили и защитили кандидатские диссертации В. А. Шулц и И. В. Соколова.

С. К. был ответственным редактором многочисленных работ других авторов. Причем он никогда не был формальным редактором: он оказывал существенную помощь авторам в решении вопросов номенклатуры. Каждая отредактированная страница была им внимательно просмотрена и часто не один раз. Он был членом редколлегии и заместителем главного редактора многотомной сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (рукопись выходящего в ближайшее время 7-го тома этой сводки он еще успел просмотреть). В очередные тома как этой сводки, так и «Флоры европейской части СССР» он всегда вносил много ценных номенклатурных исправлений. С. К. тщательно проверял номенклатуру таксонов и еще в одном многотомном издании «Растительные ресурсы СССР» (т. 1—7), членом редколлегии которого он был с первого до последнего тома, а также во всех отредактированных им определителях.

В 1980—1983 гг. С. К. был членом редколлегии «Ботанического журнала» — заместителем главного редактора. За это время им в качестве ответственного редактора выпуска было отредактировано 17 номеров журнала: В 1980 г. — 5, в 1981—1982 гг. — 7, в 1983 г. — 5 номеров.

В 1981 г. вышла еще одна фундаментальная работа С. К. «Сосудистые растения СССР» объемом 68 печатных листов, сразу ставшая настольной книгой всех ботаников СССР. Эта работа содержит выполненный с особой тщательностью, всегда свойственной С. К., список всех видов флоры СССР и их основных синонимов. Можно доверять каждому написанному в этой книге слову, будь то название таксона или его автор, и вполне понятно, что очень многие авторы научных статей стали выверять номенклатуру упоминаемых в ней видов по этой сводке. Стоит отметить, что целый ряд подвидов был переведен С. К. в этой книге в ранг самостоятельных видов.

В последующие годы С. К. обработал род *Crepis* для 8-го тома и род *Centaurea* с близкими родами для 7-го тома (он вышел позднее 8-го тома) «Флоры европейской части СССР».

Но основной работой, которой он занимался до самого последнего дня своей жизни, была работа по составлению второго издания сводки 1981 г., значительно измененной и дополненной краткой информацией о распространении видов в странах бывшего СССР. Еще при его жизни, в начале 1995 г., в США вышло английское издание этой книги («Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)») в красивом переплете, напечатанное на плотной бумаге. В ближайшие месяцы 1995 г. должно выйти и русское издание этой книги объемом 94 печатных листа под названием «Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)». Нет никакого сомнения в том, что выход этой книги окажет неоценимую помощь всем флористам и систематикам высших растений, работающим на территории бывшего СССР. О большом значении новой сводки С. К. для ботаников других стран мира достаточно ясно свидетельствует ее английское издание.

Занимаясь изучением сложноцветных, С. К. выделил 2 новых рода — *Microlophapis* Czer. (из Ирана) и *Plumosipappus* Czer. (из Малой Азии) — и множество новых видов, а также сделал ряд новых номенклатурных комбинаций в родах этого семейства.

Скоропостижная кончина[1] оборвала творческую деятельность С. К. и не дала завершить подготовку к печати «Дополнения к „Своду дополнений и изменений во „Флоре СССР" (тт. 1—30)" за 1973—1993 гг.)» объемом 80 авторских листов и «Монографии рода *Alnus* Mill. s.l.» объемом 15 авторских листов, над которыми он работал и в последний год жизни.

В честь С. К. Черепанова названы следующие 8 видов растений: *Betula czerepanovii* Orlova, *Calamagrostis czerepanovii* Gussejnov, *Campanula czerepanovii* Fed., *Galium czerepanovii* Pobed., *Oxytropis czerepanovii* Charkev., *Psephellus czerepanovii* Alieva, *Scorzonera czerepanovii* R. Kam., *Streptorhamphus czerepanovii* Kirp.

В жизни С. К. был образцовым семьянином, надежным другом, скромным, принципиальным и очень доброжелательным человеком, всегда готовым с радостью помочь товарищам. С. К. многое еще хотел сделать и, несомненно, сделал бы, если бы смерть не вырвала его из наших рядов. Светлая память о Сергее Кирилловиче Черепанове навсегда останется в сердцах его друзей и коллег.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ С. К. ЧЕРЕПАНОВА

1951. Девять новых видов грибов из Удмуртской АССР и Кировской области // Бот. журн. Т. 36. № 3. С. 270—276.

1054. Монография рода Ольха — *Alnus* Mill. s.l.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 22 с.

1955. Система рода *Alnus* Mill. s. str. и близких к нему родов // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 17. С. 90—105.

1957. Обзор современных родов *Zelkova* Spach и *Hemiptelea* Planch. // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 18. С. 58—72.

1959. Материалы по систематике *Centaureinae*. I // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 19. С. 442—457.

1960. Материалы по систематике *Centaureinae*. II // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 20. С. 457—489.

Новые виды рода *Centaurea* L. s. str. // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 20. С. 392—398.

Роды *Acroptilon* Cass., *Callicephalus* C. A. Mey., *Centaurea* L., *Hyalea* Jaub. et Spach, *Oligochaeta* C. Koch, *Russowia* C. Winkl., *Stizolophus* Cass., *Zoegea* L. // Флора Туркмении. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР. Т. 7. С. 257—259, 262—263, 269—277, 277—278, 259—260, 252, 278—279, 247—251.

1961. Новый вид василька из Предкавказья // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 21. С. 394—396.

1963. Новые таксоны рода *Centaurea* L. // Флора СССР. Т. 28. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 607—623.

Подколено *Centaureinae* O. Hoffm. Таблица для определения родов подколена *Centaureinae* // Там же. С. 240—246.

---

[1] С. К. Черепанов похоронен в колумбарии при Санкт-Петербургском крематории.

Род Василек — *Centaurea* L. [Характеристика рода, таблица для определения подродов, подроды *Calcitrapa* (Adans.) Hayek, *Cyanus* (Juss.) Hayek, *Czerniakovskya* Czer., *Jacea* (Juss.) Hayek, *Seridia* (Juss.) Czer., *Solstitiaria* (Hill.) Dobrocz., *Sosnovskya* (Taht.) Czer., *Tetramorphaea* (DC.) Czer.] // Там же. С. 370—371, 371—377, 573—576, 387—418, 418—420, 440—463, 564—565, 570—573, 477—481, 576—579.

Род Горчак — *Acroptilon* Cass. // Там же. С. 343—346.

Род Зегея — *Zoegea* L. // Там же. С. 246—250.

Род Каллицефалюс — *Callicephalus* C. A. M. // Там же. С. 340—343.

Род Крупина — *Crupina* L. // Там же. С. 252—255.

Род Нотобазис — *Notobasis* Cass. // Там же. С. 215—218.

Род Олигохета — *Oligochaeta* C. Koch // Там же. С. 346—350.

Род Плагиобазис — *Plagiobasis* Schrenk // Там же. С. 255—258.

Род Руссовия — *Russowia* C. Winkl. // Там же. С. 250—252.

Род Томантея — *Tomanthea* DC. // Там же. С. 359—364.

Род Хартолепис — *Chartolepis* Cass. // Там же. С. 335—340.

Род Хейролепис — *Cheirolepis* Boiss. // Там же. С. 356—359.

Род *Zelkova* Spach // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Изд-во лит. по геол. и охране недр. С. 460—461. (Совместно с С. Р. Самойлович).

Таблица для определения родов подколена *Carduinae* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 28. С. 1—4.

Oligochaeta divaricata (Fisch. et Mey.) C. Koch, *Tomanthea aucheri* DC., *T. phaeopappa* (DC.) Takht., *T. daralaghezica* (Fomin) Takht., *Sosnovskya arpensis* Czer., *Centaurea alexandri* Bordz., *C. acmophylla* Boiss. // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 15. С. 90—91, 91, 91—92, 92, 92, 93, 93—94.

1964. Род Лагозерис — *Lagoseris* M. B. // Флора СССР. М.; Л.: Наука. Т. 29. С. 699—715.

Род Скерда — *Crepis* L. // Там же. С. 594—699.

Род Юнгия — *Youngia* Cass. // Там же. С. 375—388.

Роды *Echinops* L., *Xaranthemum* L., *Carduus* L., *Cirsium* Mill., *Silybum* Adans., *Onopordum* L., *Acroptilon* Cass., *Rhaponticum* Adans., *Chartolepis* Cass., *Centaurea* L., *Phalacrachena* Iljin, *Crepis* L. // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос. С. 578, 579, 583—585, 585—589, 590, 590, 593, 593—594, 594, 594—602, 602, 619—620.

1966. Алфавитный указатель главнейших сокращений, принятых для русских и латинских текстов // Нов. сист. высш. раст. (1966). Т. 3. С. 346—350.

Сем. *Betulaceae* S. F. Gray [таблица для определения родов, роды *Betula* L., *Alnaster* Spach, *Alnus* Mill.] // Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука. Вып. 5. С. 119, 119—132, 132—136, 136—138.

Crupina crupinaster (Moris) Vis., *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC., *Chartolepis intermedia* Boiss., *Oligochaeta minima* (Boiss.) Briq., *Cheirolepis persica* Boiss., *Centaurea cheiranthifolia* Willd., *C. huetii* Boiss., *C. abbreviata* (C. Koch) Hand.-Mazz., *C. stevenii* M. B., *C. sumensis* Kalen., *C. iberica* Trev., *Phalacrachena calva* (Ledeb.) Iljin, *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebb., *Crepis paludosa* (L.) Moench, *C. mollis* (Jacq.) Aschers., *C. pannonica* (Jacq.) C. Koch, *C. crocea* (Lam.) Babc., *C. flexuosa* (Ledeb.) Clarke, *C. nigrescens* Pohle, *C. capillaris* (L.) Wallr., *C. rhoeadifolia* M. B., *Lagoseris purpurea* (Willd.) Boiss., *L. sancta* (L.) K. Maly, *L. macrantha* (Bge.) Iljin // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л.: Наука. Т. 16. С. 135, 135, 135—136, 136, 136, 137, 137—138, 138, 139, 139—140, 140, 141, 142, 146, 147, 147—148, 148, 148—149, 149, 149, 149—150, 150—151, 151—152, 152.

1967. Перечень новых таксонов флоры Советского Союза, действительно обнародованных в 1934—1966 гг. после выхода в свет «Флоры СССР» // Нов. сист. высш. раст. (1967). Т. 4. С. 1—143.

(Рец.) В. Н. Ворошилов. Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов) // Бот. журн. Т. 52. № 1. С. 132—137. (Совместно с В. П. Бочанцевым, В. И. Грубовым, С. Ю. Липшицем).

Centaurea jacea L., *C. phrygia* L. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Т. 17. С. 95, 95—96.

1971. Вейгела (*Weigela*) // БСЭ. М. Т. 4. С. 1065.

Гарциния (*Garcinia*); Гледичия (*Gleditsia*); Глог (*Swida*) // БСЭ. М. Т. 6. С. 393, 1751, 1784.

1972. Голубика (*Vaccinium uliginosum*); Гордовина (*Viburnum opulus*); Граб (*Carpinus*); Гребенщик (*Tamarix*); Гуайява (*Psidium guojava*) // БСЭ. М. Т. 7. С. 108, 221, 568—569, 793—794, 1246.

Дейция (*Deutzia*); Дерево путешественников (*Ravenala madagascariensis*); Дереза (*Lycium*); Дёрен (*Chamaepericlymenum*); Держи-дерево (*Paliurus spina-christi*); Джузгун (*Calligonum*); Диервилла (*Diervilla*); Дикий виноград; Диморфант (*Kalopanax septemlobum*); Драконово дерево (*Dracaena draco*); Дуб (*Quercus*); Дугласова пихта (*Pseudotsuga menziesii*); Дурман (*Durio zibethinus*); Дынное дерево (*Carica papaya*) // БСЭ. М. Т. 8. С. 93, 338, 359, 360, 363, 629, 739, 758—759, 790—791, 1422, 1536—1538, 1570—1571, 1618, 1668—1669.

Желтая акация (*Caragana arborescens*); Жостер (*Rhamnus*); Заманиха (*Echinopanax elatum*); Земляничное дерево (*Arbutus*); Золотой дождь (*Laburnum anagyroides*) // БСЭ. М. Т. 9. С. 454, 528, 942, 1479—1480, 1685.

Икако (*Chrysobalanus icaco*); Индигофера (*Indigofera*); Испанский дрок (*Spartium junceum*) // БСЭ. М. Т. 10. С. 349, 556, 1590.

Перечень названий новых таксонов флоры СССР и новых номенклатурных комбинаций, недействительно обнародованных в 1934—1970 гг. после выхода в свет «Флоры СССР» // Нов. сист. высш. раст. Т. 7. С. 304—328.

1973. Иудино дерево (*Cercis siliquastrum*); Карагана (*Caragana*); Кария (*Caria*) // БСЭ. М. Т. 11. С. 134, 1111, 1279.

Кизил (*Cornus*); Клен (*Acer*) // БСЭ. М. Т. 12. С. 296—297, 868—869.

Крушина (*Frangula*) // БСЭ. М. Т. 13. С. 1496.

Ладанник (*Cistus*); Лаковое дерево (*Rhus verniciflua*); Лапина (*Pterocarya*); Лещина (*Corylus*); Лимонник (*Schizandra*) // БСЭ. М. Т. 14. С. 286, 353, 468, 1330—1331.

Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. 1—30). Л.: Наука. 668 с.

1974. Луносемянник (*Menispermum*) // БСЭ. М. Т. 15. С. 198.

Ольха (*Alnus*) // БСЭ. М. Т. 18. С. 1148—1150.

1975. По поводу статьи А. В. Куминовой «О названиях растений и растительных сообществ» // Бот. журн. Т. 60. № 1. С. 148—150. (Совместно с Н. Н. Цвелевым).

Additamenta et Corrigenda ad «Floram URSS» (tomi 1—30). ФРГ: Изд-во Крамер. 122 печ. л.

1977. О *Trillium rhombifolium* Kom. из Приморского края // Бот. журн. Т. 62. № 11. С. 1639—1647. (Совместно с В. Г. Грифом, Л. М. Кетриц).

1978. Ключи для определения отделов и некоторых классов, семейств хвощеобразных, папоротникообразных и голосеменных растений // Определитель растений Туркменистана. Вып. 1. Ашхабад: Ылым. С. 6—10.

Хемлок (*Tsuga*) // БСЭ. М. Т. 28. С. 691.

1979. Андрей Александрович Федоров (к 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности) // Бот. журн. Т. 64. № 5. С. 758—763. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Список новых таксонов высших растений флоры Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь. № 3. С. 20—52.

1981. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука. 510 с.

1985. Биосистематика видов рода *Trillium* (*Trilliaceae*), произрастающих в СССР // Бот. журн. Т. 70. № 9. С. 1177—1186. (Совместно с В. Г. Грифом, Н. Н. Беляевой).

1988. Памяти Андрея Александровича Федорова (1908—1987) // Бот. журн. Т. 73. № 1. С. 147—149. (Совместно с Р. В. Камелиным, Ю. Л. Меницким, А. Р. Гринталь).

1989. Род Лагозерис — *Lagoseris* Bieb. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 8. С. 137—138.

Род Птеротека — *Pterotheca* Cass. // Там же. С. 138—139.

Род Скерда — *Crepis* L. // Там же. С. 127—137.

1993. Евгения Георгиевна Победимова (к 20-летию со дня смерти) // Бот. журн. Т. 78. № 11. С. 109—115). (Совместно с С. С. Иконниковым).

1994. Род Амбербоа — *Amberboa* (Pers.) Less. // Флора европейской части СССР. СПб: Наука. Т. 7. С. 289—290.

Род Василек — *Centaurea* L. // Там же. С. 260—288.

Род Гиалея — *Hyalea* (DC.) Jaub. et Spach // Там же. С. 288—289.

Род Горчак — *Acroptilon* Cass. // Там же. С. 256—258.

Род Крупина — *Crupina* (Pers.) Cass. // Там же. С. 389.

Род Лысосемянник — *Phalacrachena* Iljin // Там же. С. 258—260.

Род Рапонтикум — *Rhaponticum* Mill. // Там же. С. 256.

Род Хартолепис — *Chartolepis* Cass. // Там же. С. 290.

1995. Юрий Дмитриевич Гусев (к 10-летию со дня смерти) // Бот. журн. Т. 80. № 3. С. 93—97. (Совместно с С. С. Иконниковым).

Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). Cambridge: Univ. Press. 516 p.

Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб: Мир и семья. 993 с.

Рукописи С. К. Черепанова, подготовленные к печати

Монография рода *Alnus* Mill. s. l. 26 авт. л.

Дополнение к «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР” (тт. 1—30)». 80 авт. л.

ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ВЫШЕДШИЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ С. К. ЧЕРЕПАНОВА

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с. (Отв. редактор).

Гейдеман Т. С. Определитель высших растений Молдавской ССР. 2-е изд. Кишинев: Штиинца, 1975. 575 с.; 3-е изд. 1986. 637 с. (Отв. редактор).

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1978. Т. 1. 318 с.; 1980. Т. 2. 352 с.; 1980. Т. 3. 328 с. (Отв. редактор).

Иконников С. С. Определитель высших растений Бадахшана. Л.: Наука, 1979. 400 с. (Отв. редактор).

Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л.: Наука, 1980. 264 с. (Отв. редактор).

Новости систематики высших растений. Коллектив авторов. М.; Л.: Наука, 1965 [2]. 344 с.; 1966 [3]. 364 с.; 1967 [4]. 142 с.; 1968 [5]. 362 с. (Зам. гл. редактора).

Определитель высших растений Крыма. Коллектив авторов. Л.: Наука, 1972. 550 с. (Член редколлегии).

Определитель растений низменных Каракумов. Коллектив авторов. Ашхабад: Ылым, 1991. 191 с. (Отв. редактор).

Определитель сосудистых растений Камчатской области. Коллектив авторов. М.: Наука, 1981. 409 с. (Отв. редактор совместно с С. С. Харкевичем).

Орлова Н. И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения. СПб: Изд-во СПбГУ, 1993. 262 с. (Тр. Санкт-Петерб. о-ва естествоисп. Т. 77. Вып. 3). (Отв. редактор).

Растительные ресурсы России и сопредельных государств. Семейства *Butomaceae—Typhaceae*. Коллектив авторов. СПб: Наука, 1994. 271 с. (Член редколлегии).

Растительные ресурсы СССР. Коллектив авторов. Л.: Наука, 1984. Т. 1. 460 с.; 1986. Т. 2. 336 с.; 1987. Т. 3. 326 с.; 1988. Т. 4. 357 с.; 1990. Т. 5. 328 с.; СПб: Наука, 1991. Т. 6. 200 с.; 1993. Т. 7. 352 с. (Член редколлегии).

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Коллектив авторов. Л.: Наука, 1985. Т. 1. 398 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; СПб: Наука, 1992. Т. 6. 428 с. Т. 7, 8 (сданы в издательство). (Зам. гл. редактора).

Список растений Гербария флоры СССР. Коллектив авторов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 15. 97 с.; Л.: Наука, 1966. Т. 16. 156 с.; 1966. Т. 17. 106 с. (Отв. редактор).

Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб: Мир и семья, 1995. 993 с. (Редактор тома).

Флора европейской части СССР. Коллектив авторов. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 404 с. (Редактор тома совместно с Н. Н. Цвелевым); 1976. Т. 2. 236 с. (Член редколлегии); 1978. Т. 3. 259 с. (Член редколлегии); 1979. Т. 4. 355 с. (Член редколлегии); 1981. Т. 5. 380 с. (Член редколлегии); 1987. Т. 6. 254 с. (Член редколлегии); 1994. Т. 7. 317 с. (Член редколлегии); 1989. Т. 8. 412 с. (Член редколлегии); 1995. Т. 9. 000 с. (Член редколлегии) — в печати.

Флора Красноярского края. Коллектив авторов. Красноярск, 1975. Вып. 5. Ч. 4. 150 с. (Редактор).

Флора СССР. Т. 28. Коллектив авторов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 655 с. (Редактор тома совместно с Е. Г. Бобровым).

Цвелев Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л.: Наука, 1988. 191 с. (Отв. редактор).

Н. Н. Цвелев, С. С. Иконников

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 IV 1995

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1995. VOL. 80. N 8)

Page

Airapetian A. M. The apertural types of pollen and possible ways of their evolution in the family *Solanaceae* 1

Kishchenko I. T. Effect of ecological factors on the development of some representatives of the genus *Picea* (*Pinaceae*) under introduction conditions 11

Gerasimenko G. G., Komolova S.A., Proshkina Yu. V. Development of pine-spruce forests of Valaam archipelago 19

Kyrpotin S. N., Vorobjev S. N., Khmyz V. F., Guzynin T. V., Skoblikov S. A., Yakovlev A. E. Structure and dynamics of plant cover of plane palsa mires in Nadym-Pur watershed of West-Siberia plane 29

COMMUNICATIONS 40

Desnitski A. G. On the rate of cell divisions during asexual development in *Volvox globator* and *V. spermatosphaera* (*Chlorophyta, Volvocales*) 40

Svirid A. A. Diatoms (*Bacillariophyta*) of the Postrezhskoye distrophic lake (Berezinsky biosphere reserve) 43

Potasheva M. A., Kravchenko A. V. *Lobaria pulmonaria* (*Lobariaceae, Lichenes*) in Vodlozersky National Park 50

Malysheva N. V. The lichens of arboreta of St. Petersburg and its environs 54

Tatarenko I. V. Mycorrhiza of orchids (*Orchidaceae*) of Primorye Territory 64

Kosenko V. N., Sventorzhetskaya O.Yu. Pollen morphology of the genus *Eremurus* (*Asphodelaceae*) 73

Lunyova N. N. Variations of petal morphological characters and diversity of forms in the genus *Prunus* (*Rosaceae*) 79

Zanokha L. L. The association Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi in the western part of the Taimyr peninsula 85

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 93

Strelnikova N. I., Nikolaev V. A. A new genus *Gyrocylindrus* (*Bacillariophyta*) from Paleogene deposits of Russia and Denmark 93

Seferova I. V. The synopsis of the sistem of genus *Cicer* (*Fabaceae*) 96

Kudryashova G. L. The synopsis of the *Saxifragaceae* and *Parnassiaceae* species of Caucasian flora 104

FLORISTIC FINDINGS 109

Zhakova L. V. *Tolypella spicata* (*Nitellaceae*) — the new species of *Charophyta* for the Russian flora 109

Gubareva I. Yu. Floristic findings at the Vistula spit (Kaliningrad region) 113

Kuznetsova M. G. On the finding of *Oxalis acetosella* (*Oxalidaceae*) in the south of Magadan region 116

Nechaeva T. I., Petrova O. V. The findings of adventive plants in Kunaschir island 118

OBITUARIES 119

Tsvelev N. N., Ikonnikov S. S. To the memory of Sergey Kirillovich Czerepanov (1921—1995) 119

К ст. А. А. Свирид, с. 44

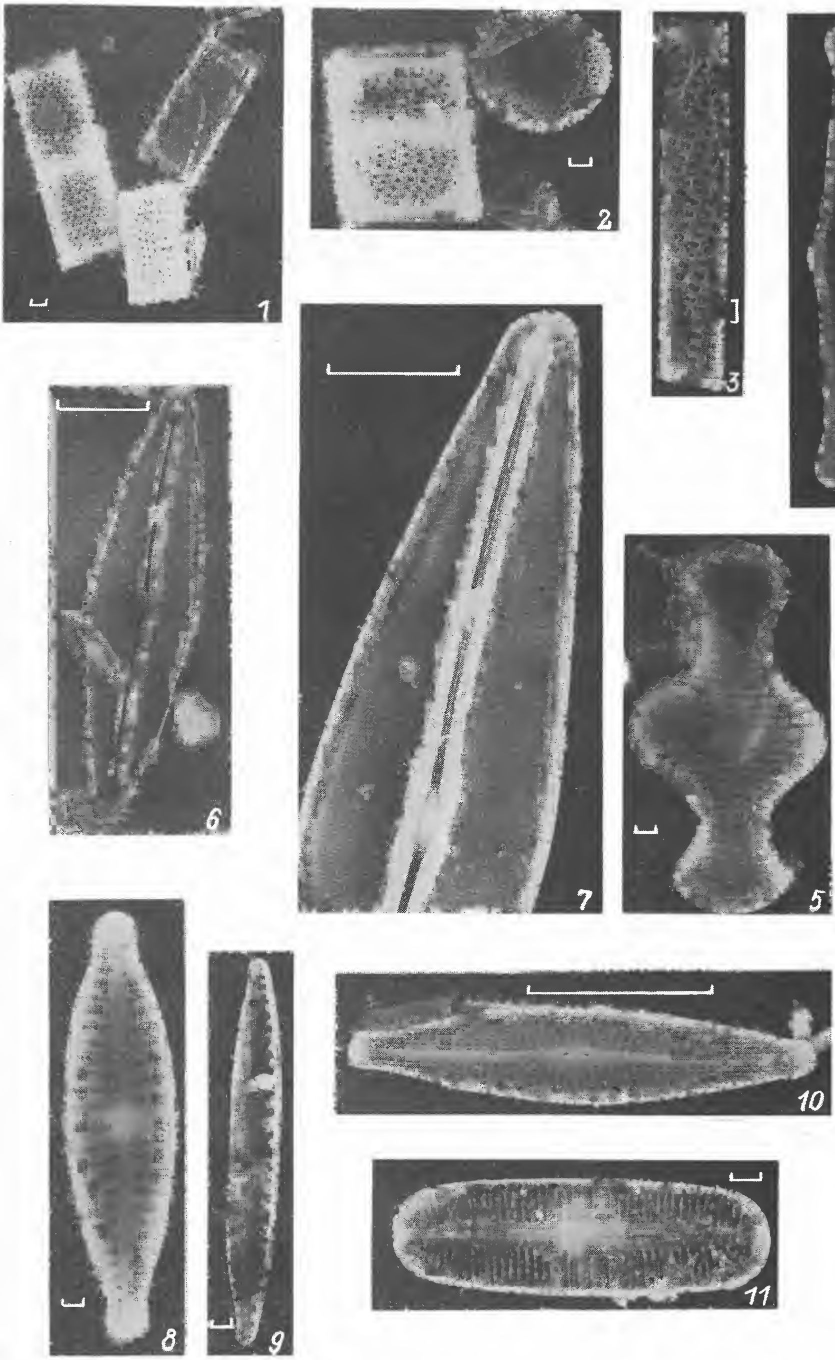


Таблица I. Доминирующие и характерные диатомовые водоросли оз. Пострежского (СЭМ).

1, 2 — *Aulacosira subarctica*; *3* — *A. granulata* f. *granulata*; *4* — *Tabellaria fenestrata*; *5* — *T. flocculosa*; *6, 7* — *Frustulia rhomboides* (*6* — общий вид створки с внутренней поверхности, *7* — структура створки); *8* — *Gomphonema parvulum*; *9* — *Nitzschia acidoclinata*; *10* — *Navicula cryptocephala*; *11* — *Ahnanthes petersenii* (? *A. pusilla*). Масштабная линейка: *1—3*, *5*, *8*, *9*, *11* — 1; *4*, *6*, *7*, *10* — 10 мкм.

К с. 46

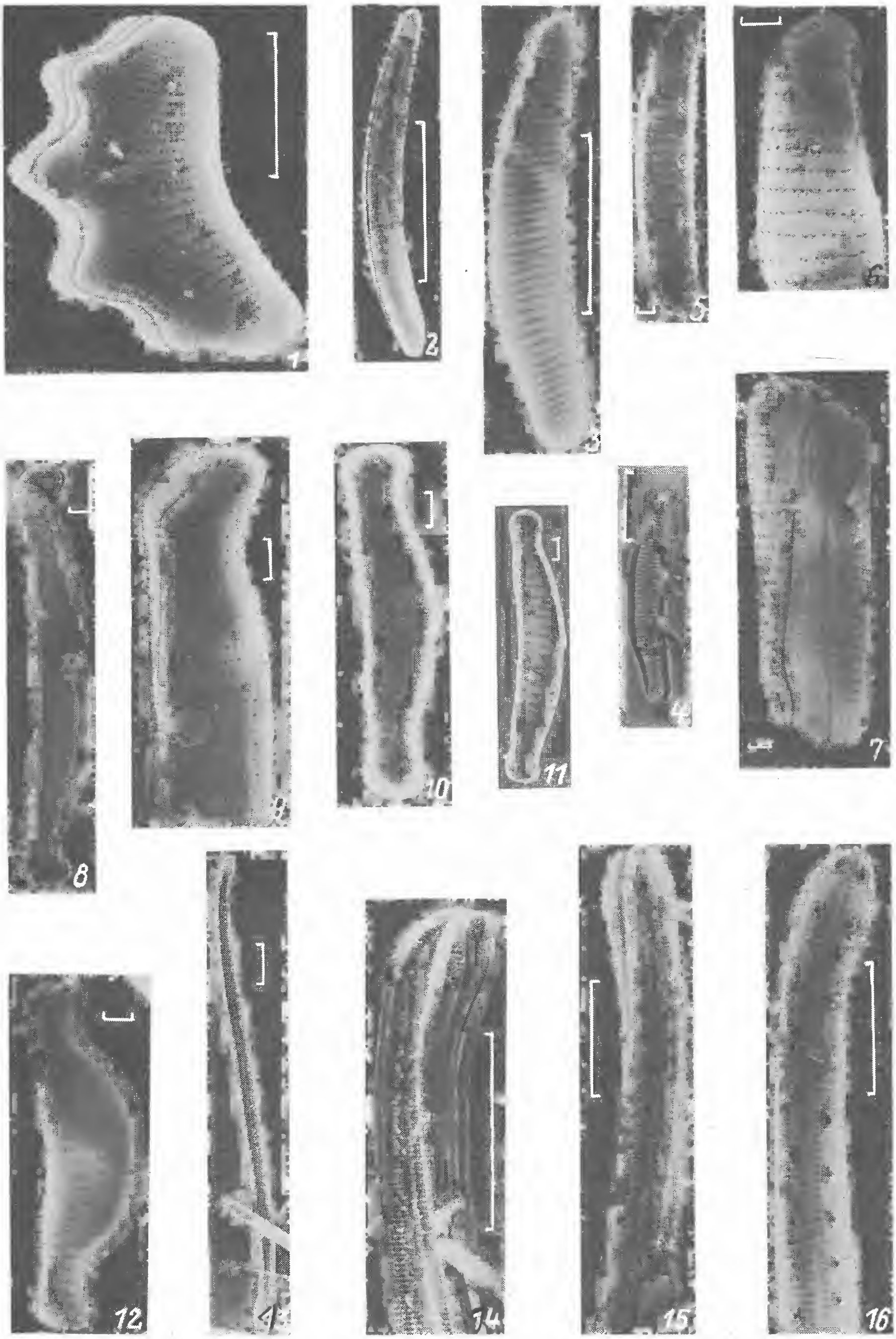


Таблица II. Характерные диатомовые водоросли оз. Пострежского.

1 — *Eunotia zerra* var. *diadema*; *2* — *E. lunaris* var. *subarcuata*; *3, 4* — *E. minor*; *5, 7* — *E. rhomboidea* (*5* — наружная поверхность створки, *6* — фрагмент створки с конечной щелью шва, *7* — панцирь со стороны пояска); *8, 9, 11* — *E. exigua* (? *E. paludosa* Grun.) (*8, 11* — внутренняя поверхность створки, *9* — часть створки со швом); *10* — *E. microcephala*; *12* — *E. meisteri*; *13—16* — *Stenopterobia curvula* (*13* — створка с внутренней поверхности, *14* — часть панциря с крыльями, *15* — наружная поверхность створки с ребрами и шипиками по краю, *16* — внутренняя поверхность створки с рядами отверстий, пронизывающих створку и соединяющихся с каналом шва в крыле). *1—3, 5—16* — СЭМ; *4* — СМ. Масштабная линейка: *1—4, 13—16* — 10; *5—12* — 1 мкм.

К ст. И. В. Татаренко, с. 66

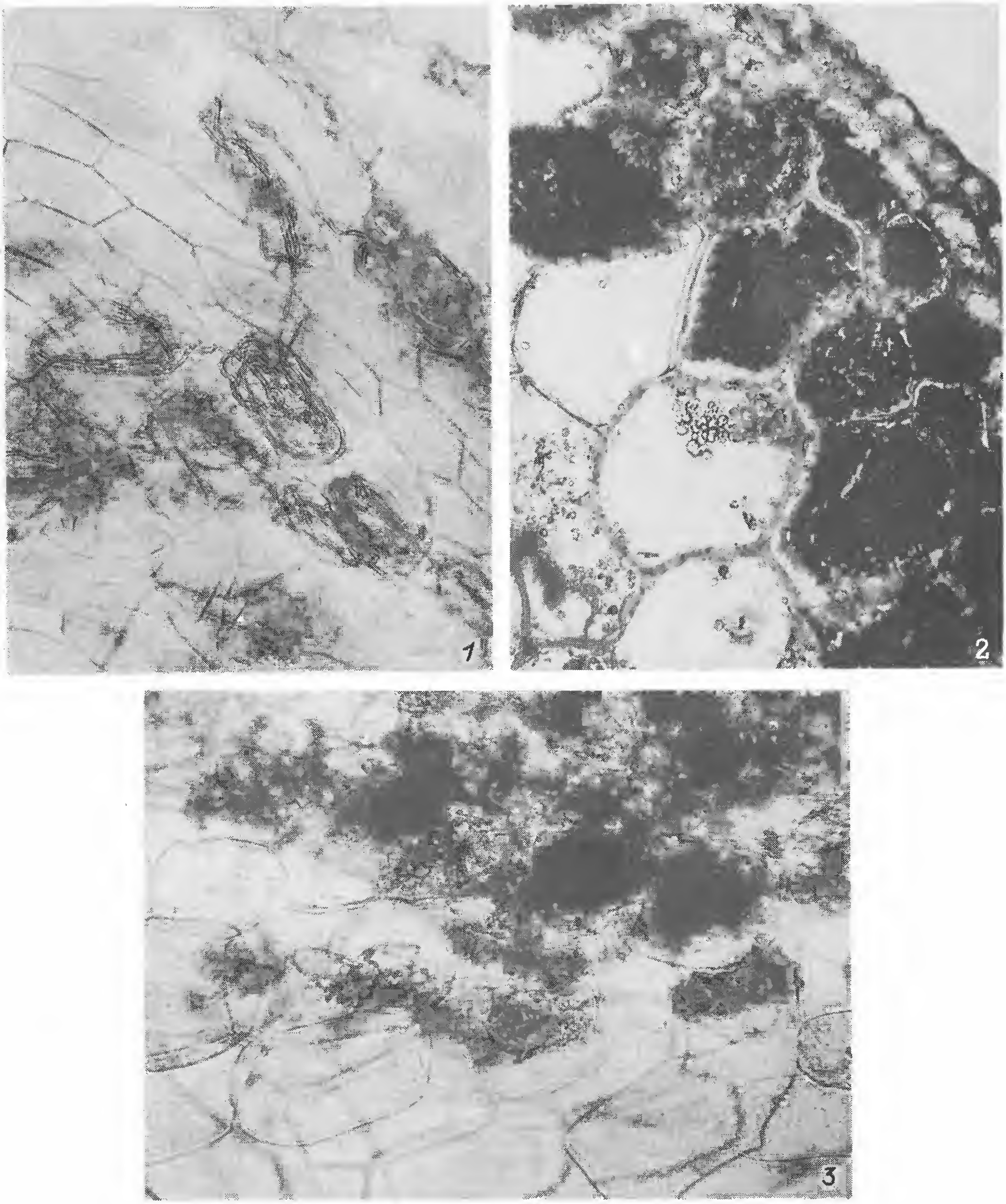


Таблица I.

1 — пелотоны в клетках верхней части ползучего побега *Goodyera repens* (10 × 20); *2* — микориза в корнях *Neottia papilligera,* 2 слоя переваривания гриба (10 × 10); *3* — полупереваренные пелотоны в старых корнях *Oreorchis patens* (10 × 10).

К с. 68

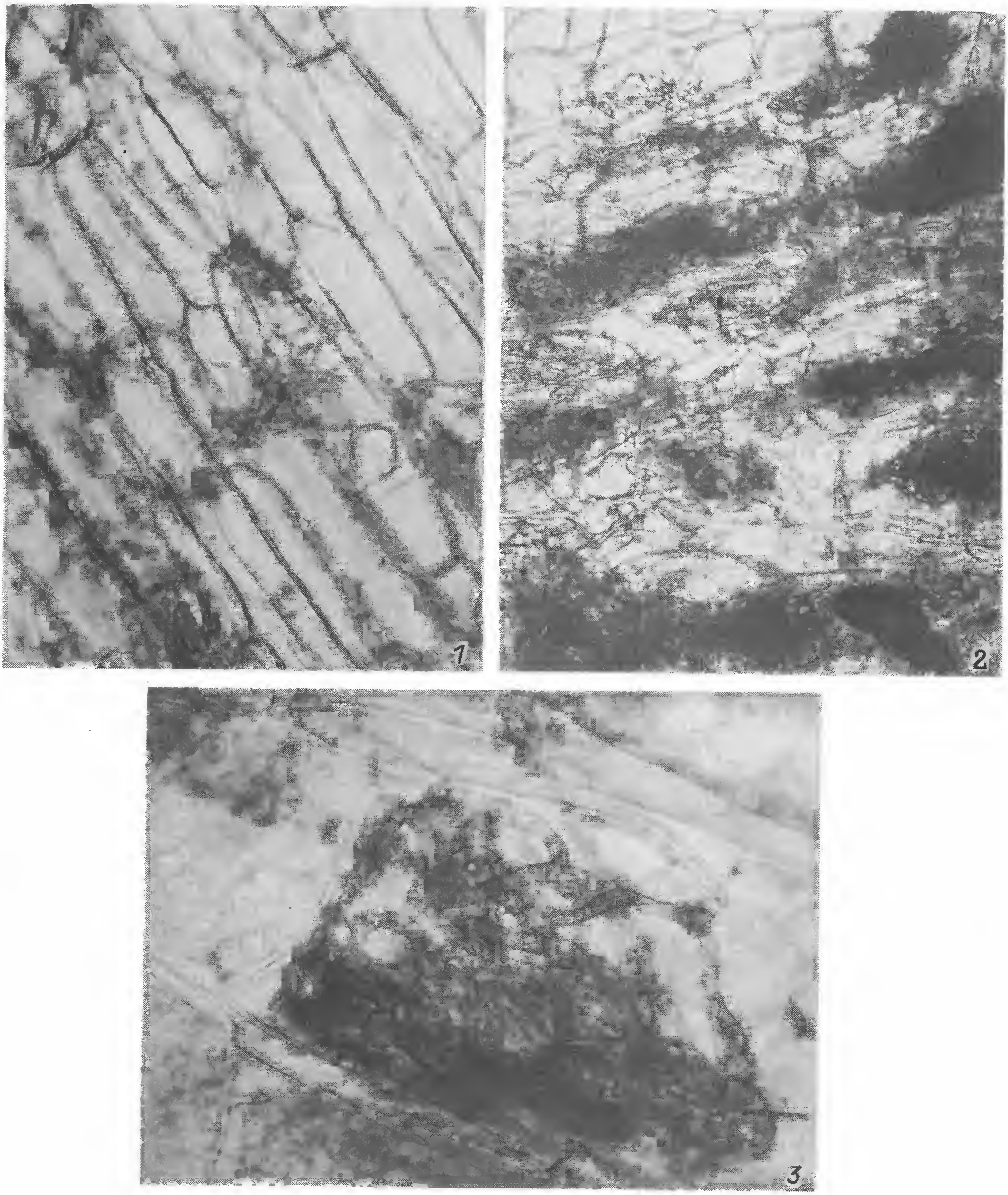


Таблица II.

1 — пелотоны в клетках корней корневищных видов орхидных, гифы в клетках молодого корня *Liparis japonica* (10 × 10); *2, 3* — пелотоны в клетках корней орхидных со стеблекорневыми тубероидами: *2* — *Gymnadenia conopsea* (10 × 20), *3* — *Tulotis ussuriensis* (10 × 10).

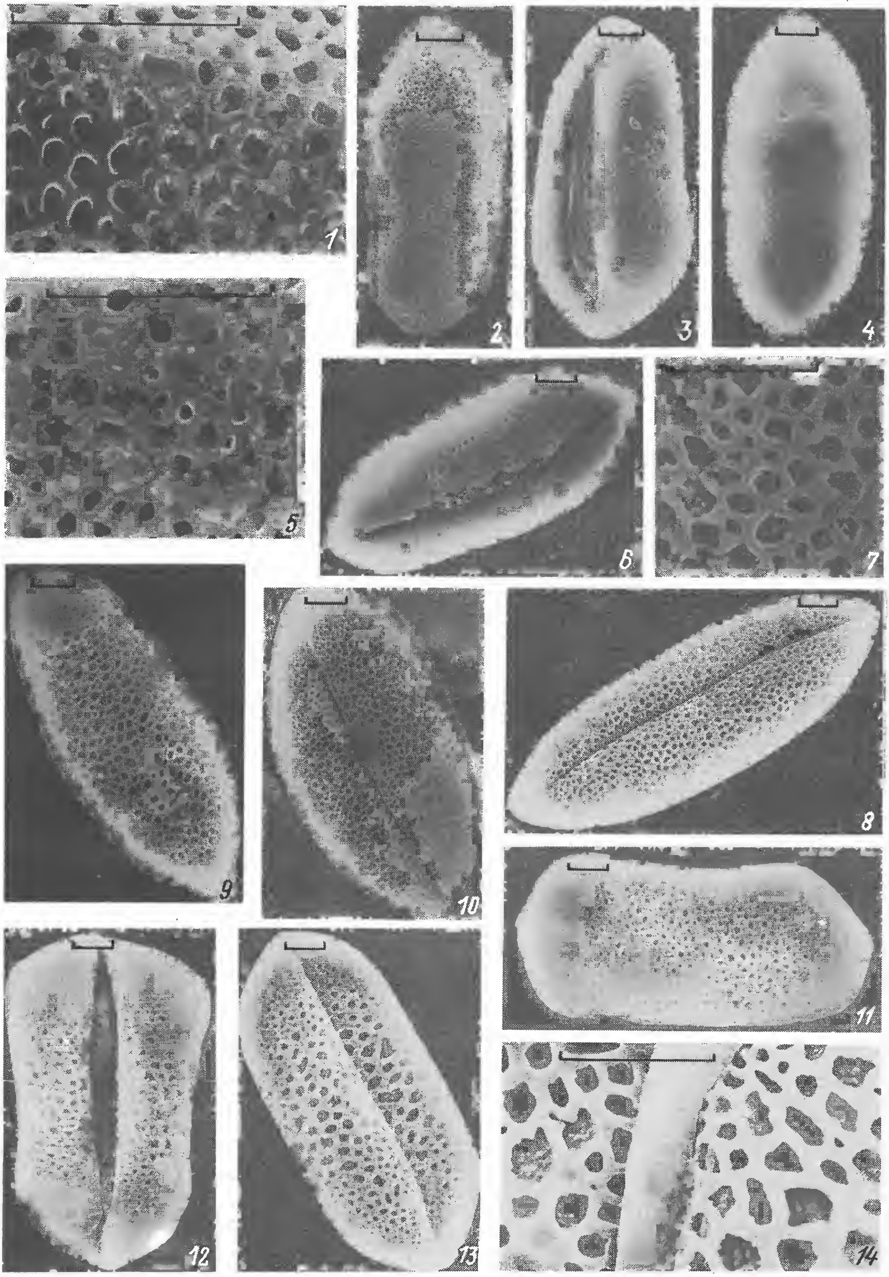


Таблица I. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов *Eremurus*.

1—3 — *E. comosus*; *4, 6* — *E. sogdianus*; *5* — *E. inderiensis*; *7, 9* — *E. turkestanicus*; *8, 10* — *E. brachystemon*; *11, 12* — *E. regelii*; *13* — *E. hissaricus*; *14* — *E. pubescens*. *1, 5* — мелкосетчатая экзина; *2—4, 6, 8—13* — общий вид пыльцевых зерен; *7* — сетчатая экзина с простыми стенками ячей; *14* — часть поверхности экзины, в центре — борозда с гладкой мембраной. Масштабная линейка: *1—14* — 5 мкм.

К с. 75

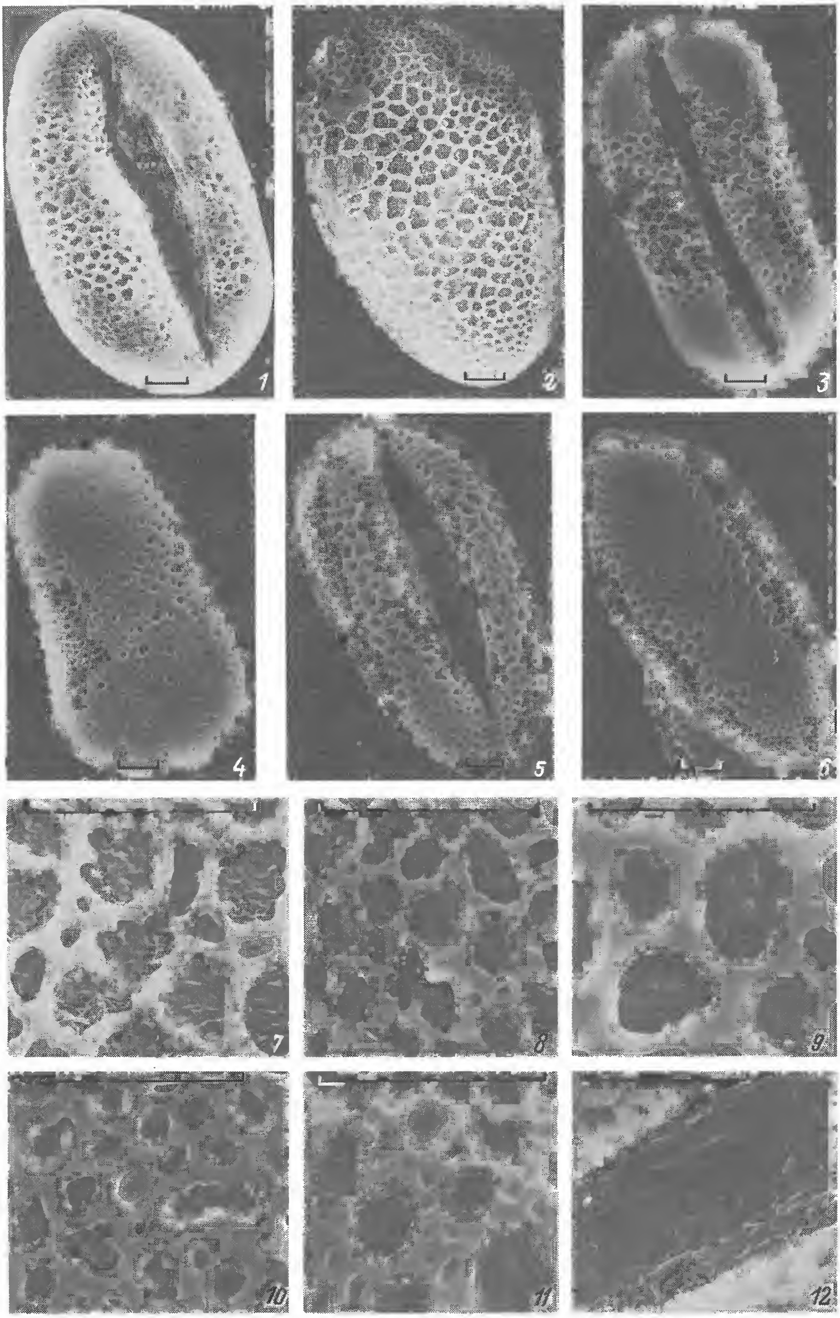


Таблица II. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов *Eremurus*.

1, 2, 7 — *E. alberti*; *3, 4, 8, 12* — *E. robustus*; *5, 6* — *E. korolkowii*; *9* — *E. stenophyllus*; *10* — *E. suworowii*; *11* — *E. brachystemon*; *12* — *E. kaufmannii*. *1—6* — общий вид пыльцевых зерен; *7—11* — сетчатая экзина; *12* — часть поверхности экзины, в центре — ямчато-складчатая бороздная мембрана. Масштабная линейка: *1—12* — 5 мкм.

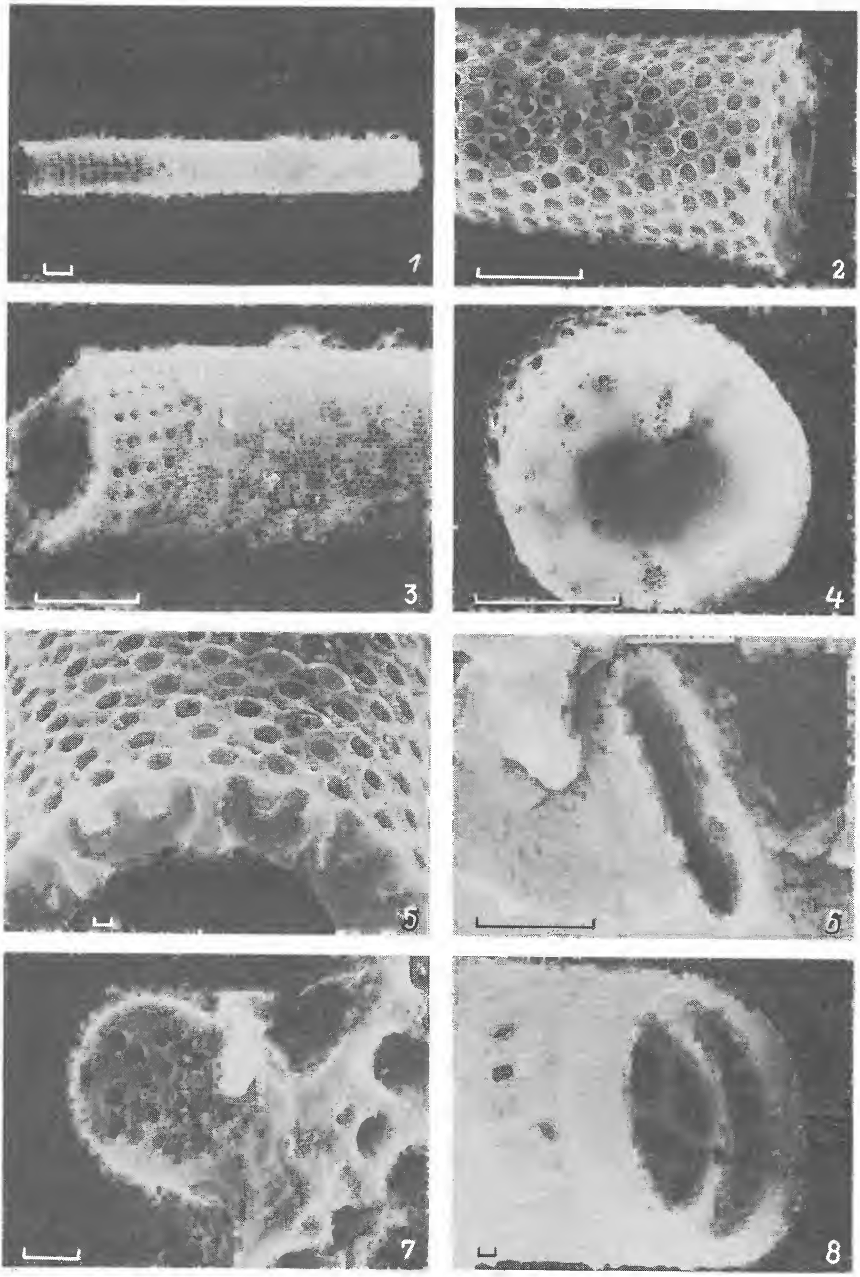


Таблица. *Gyrocylindrus antiquus* (СЭМ).

1, 3 — створка со стороны загиба, на поверхности створки тонкоперфорированный чехол; *2* — структура загиба и часть створки; *4* — структура створки: 2 выпуклости с глазками, перфорация в краевой части и наружное отверстие двугубого выроста; *5* — слом загиба створки: камеры локулярных ареол с 2 или 3 отверстиями на наружной поверхности и с широким фораменом на внутренней; *6* — широкая щель двугубого выроста на внутренней поверхности створки; *7* — глазок с неправильно расположенными пореллами; *8* — кольцевая анастомозирующая диафрагма. *1, 8* — о-в Фур (Дания), образец 602/10; *2—7* — г. Сенгилей, гора Граное Ухо, образец 58. Масштабная линейка: *1—4* — 10; *5—8* — 1 мкм.

К ст. Л. В. Жаковой, с. 111

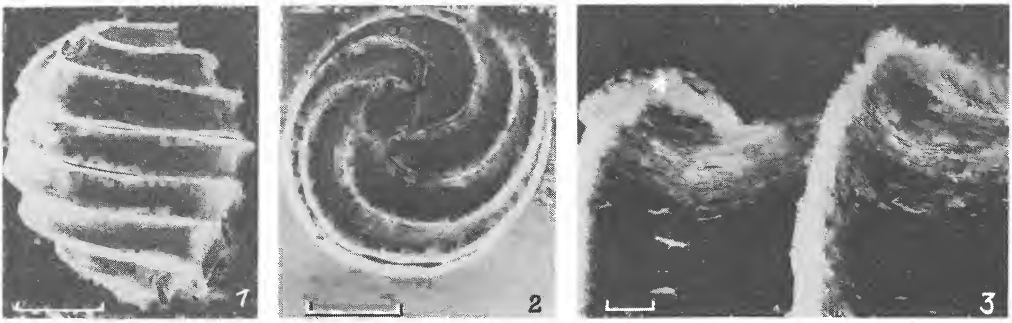


Таблица. Структура поверхности ооспоры *Tolypella spicata* (СЭМ).

1 — внешний вид споры; *2* — базальная пластинка; *3* — межреберная впадина (fossa). Масштабная линейка: *1, 2* — 100; *3* — 10 мкм.

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1995. Т. 80. № 8)

Стр.

Айрапетян А. М. Апертурные типы пыльцы и возможные пути их эволюции в семействе *Solanaceae* . . . 1

Кищенко И. Т. Влияние экологических факторов на развитие представителей рода *Picea* (*Pinaceae*) в условиях интродукции . . . 11

Герасименко Г. Г., Комолова С. А., Прошкина Ю. В. О развитии сосново-еловых лесов Валаамского архипелага . . . 19

Кирпотин С. Н., Воробьев С. Н., Хмыз В. Ф., Гузынин Т. В., Скобликов С. А., Яковлев А. Е. Строение и динамика растительного покрова плоскобугристых болот Надым-Пурского междуречья Западно-Сибирской равнины . . . 29

СООБЩЕНИЯ . . . 40

Десницкий А. Г. О скорости клеточных делений в ходе бесполого развития у *Volvox globator* и *V. spermatosphaera* (*Chlorophyta, Volvocales*) . . . 40

Свирид А. А. Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) дистрофного озера Пострежского (Березинский биосферный заповедник) . . . 43

Поташева М. А., Кравченко А. В. *Lobaria pulmonaria* (*Lobariaceae, Lichenes*) в Национальном парке «Водлозерский» . . . 50

Малышева Н. В. Лишайники арборетумов Санкт-Петербурга и его окрестностей . . . 54

Татаренко И. В. Микориза орхидных (*Orchidaceae*) Приморского края . . . 64

Косенко В. Н., Свенторжецкая О. Ю. Морфология пыльцы рода *Eremurus* (*Asphodelaceae*) 73

Лунева Н. Н. Вариации морфологических признаков лепестков и разнообразие форм у рода *Prunus* (*Rosaceae*) . . . 79

Заноха Л. Л. Ассоциация Sanguisorbo officinalis—Allietum schoenoprasi на западе полуострова Таймыр . . . 85

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 93

Стрельникова Н. И., Николаев В. А. Новый род *Gyrocylindrus* (*Bacillariophyta*) из палеогеновых отложений России и Дании . . . 93

Сеферова И. В. Конспект системы рода *Cicer* (*Fabaceae*) . . . 96

Кудряшова Г. Л. Конспект видов семейств *Saxifragaceae* и *Parnassiaceae* флоры Кавказа . . . 104

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 109

Жакова Л. В. *Tolypella spicata* (*Nitellaceae*) — новый для флоры России вид *Charophyta* . . . 109

Губарева И. Ю. Флористические находки на Вислинской косе (Калининградская область) 113

Кузнецова М. Г. О находке *Oxalis acetosella* (*Oxalidaceae*) на юге Магаданской области . . . 116

Нечаева Т. И., Петрова О. В. Находки адвентивных растений на острове Кунашир . . . 118

ПОТЕРИ НАУКИ . . . 119

Цвелев Н. Н., Иконников С. С. Памяти Сергея Кирилловича Черепанова (1921—1995) . . . 119

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 8. 1—128.